ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 83

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1998

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 83

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1998

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева, У. В. Емельянова* и *И. А. Крайнева*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 23.01.98. Формат 70×100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.5. Тираж 505 экз. Тип. зак. № 422. С 13

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)350-72-49

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.3 : 582.671.1 : 582.717.7

© И. И. Шамров

ФОРМИРОВАНИЕ ГИПОСТАЗЫ, ПОДИУМА И ПОСТАМЕНТА В СЕМЯЗАЧАТКЕ *NUPHAR LUTEA* (*NYMPHAEACEAE*) И *RIBES AUREUM* (*GROSSULARIACEAE*)

I. I. SHAMROV. FORMATION OF HYPOSTASE, PODIUM AND POSTAMENT IN THE OVULE OF *NUPHAR LUTEA* (*NYMPHAEACEAE*) AND *RIBES AUREUM* (*GROSSULARIACEAE*)

Изучено развитие и строение семязачатка и семени у *Nuphar lutea* и *Ribes aureum*. Семязачаток гипертропный (*Nuphar lutea*) либо анатропный (*Ribes aureum*), битегмальный, крассинуцеллятный, мезохалазальный и фуникулярный. Нуцеллус дифференцирован на апикальную (2—6-слойная париетальная ткань), базальную и латеральную области. Во время мегагаметогенеза в нем формируются такие специфические структуры, как постамент и подиум. Гипостаза возникает в основании нуцеллуса и внутреннего интегумента в период мегаспорогенеза. Она имеет форму чаши и представлена 3—5 слоями клеток, тонкостенных до оплодотворения. После оплодотворения клеточные оболочки лигнифицируются. В зрелом семени сохраняются гипостаза, подиум, а у *Ribes aureum* также и постамент.

Настоящее исследование является продолжением серии работ по выявлению принципов организации и типизации структур семязачатка цветковых растений.

Представители семейств *Grossulariaceae* и *Nymphaeaceae* исследовались эмбриологически и ранее. Однако из структур женской репродуктивной сферы были изучены в основном особенности мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка, зародыша и эндосперма. Данные по развитию и строению семязачатка и семени были неполными (Mauritzon, 1933; Dahlgren, 1940; Комар, 1965; Кордюм, 1968, 1978; Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991, и др.). В наибольшей степени это касается таких структур, как гипостаза, подиум и постамент, трактовка которых до сих пор дискутируется в литературе.

Материал и методы

Из представителей сем. *Nymphaeaceae*, являющихся водными растениями (гидрофитами — Уранов, 1974), изучен вид *Nuphar lutea* (L.) Smith (кубышка желтая). В сем. *Grossulariaceae*, включающем многолетние кустарники (мезофиты — Уранов, 1974), был исследован вид *Ribes aureum* Pursch (смородина золотистая). Сбор материала производили в течение 1990—1993 гг.; по первому виду — в оз. Хеппиярве (Ленинградская обл.), по второму виду — в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург). По *Ribes aureum* использовали также препараты, любезно предоставленные Г. А. Комар.

Завязи фиксировали в смеси FAA (70%-ный этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в пропорции 100 : 7 : 7). Срезы толщиной 10—20 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим (Камелина и др., 1992). Использовали гистохимические реакции для выявления полисахаридов (ШИК-реакция), танинов (1%-й раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1 N соляной кислоте) и лигнина (насыщенный раствор флороглюцина в 20%-й соляной кислоте) (Дженсен, 1965). Рисунки выполняли на микроскопе «Ergaval» с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Результаты исследования

Nuphar lutea

Гинецей— гипогинный, синкарпный, состоит из 15—20 плодолистиков. Семязачатки многочисленные, развиваются по всей поверхности гнезда, за исключением, вентрального шва. Плацентация ламинальная. Формирование примордия семязачатка и дифференциация его структур были подробно описаны ранее (Винтер, Шамров, 1991а). Напомним кратко, что примордий семязачатка возникает преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермы, а также периклинальных и антиклинальных делений клеток 3—4-го слоев плаценты. В сформированном состоянии он состоит из эпидермы, субэпидермы и 2—3 нижележащих слоев клеток (рис. 1, *1*). В дальнейшем из клеток эпидермального слоя формируется эпидерма нуцеллуса, халазы и фуникулуса и оба интегумента; из клеток субэпидермы — археспорий, париетальная ткань, также латеральная область нуцеллуса и наружная область халазы и фуникулуса; из клеток нижележащих слоев — базальная область нуцеллуса и внутренняя область халазы и фуникулуса (рис. 1, *2, 3*). Сформированный семязачаток — гипертропный, крассинуцеллятный, битегмальный, мезохалазальный и фуникулярный (рис. 2, *1*).

Нуцеллус. В нуцеллусе топографически выделяются апикальная, базальная и латеральная области. Апикальная область нуцеллуса представлена 3—5-слойной париетальной тканью (рис. 1, *4*). Со стадии 1-ядерного зародышевого мешка начинается разрушение ее внутренних клеток и над развивающимся зародышевым мешком, а позднее зародышем сохраняются лишь 1—2 слоя клеток (рис. 1, *5*; 2, *2*; 3, *4*). К стадии глобулярного зародыша с эмбриодермой клетки париетальной ткани подвергаются полной деструкции (рис. 4, *2*).

С началом мейоза за счет периклинальных делений клеток эпидермы нуцеллуса формируется 2—5-слойный нуцеллярный колпачок, клетки которого располагаются правильными рядами (рис. 1, *4, 5*). В период раннего эмбриогенеза, после того как произойдет полное разрушение клеток париетальной ткани, клетки нуцеллярного колпачка, прилегающие к зародышу, также подвергаются деструкции (рис. 4, *2*). Остальная часть нуцеллярного колпачка преобразуется в эпистазу, которая сохраняется в зрелом семени. В центральной и периферических частях эпистаза состоит из 2—3 слоев клеток, а в латеральной части — из 4—5. Наружные тангенциальные и частично радиальные стенки клеток наружного слоя эпистазы лигнифицированы (рис. 5, *2*).

Латеральная область нуцеллуса относительно массивная (8—9 слоев клеток). Базальная область в виде колонки, образованная 3—5 рядами клеток, представляет собой осевую часть нуцеллуса. За счет деятельности клеток этих областей нуцеллуса формируются постамент и подиум.

Как уже было отмечено ранее (Винтер, Шамров, 1991а), под формирующимся мегаспороцитом в продольном направлении выделяются сначала один, а затем 3 ряда густоплазменных клеток (рис. 1, *3*). Верхние клетки этих рядов охватывают примерно 1/3 мегаспороцита, а затем зародышевого мешка (их базальную часть). Во время ядерных делений в зародышевом мешке интенсивные периклинальные и антиклинальные деления клеток рядов приводят как к увеличению числа рядов до 4—5, так и к увеличению размеров нуцеллуса в высоту до 20—22 слоев клеток (рис. 1, *5*). Бо́льшая часть этих слоев трансформируется в постамент, а 2—3 слоя клеток в основании нуцеллуса — в центральную часть подиума.

Одновременно с делениями в базальной области нуцеллуса начинаются периклинальные деления клеток в субэпидермальном слое латеральной области нуцеллуса, приводящие к инициации латеральной части подиума. Эти деления приурочены главным образом к нижней трети нуцеллуса. В конечном итоге, в результате таких делений в халазальной зоне нуцеллуса формируются 2 специфические структуры: постамент и подиум бокаловидной формы (рис. 1, *5*; 2, *3*).

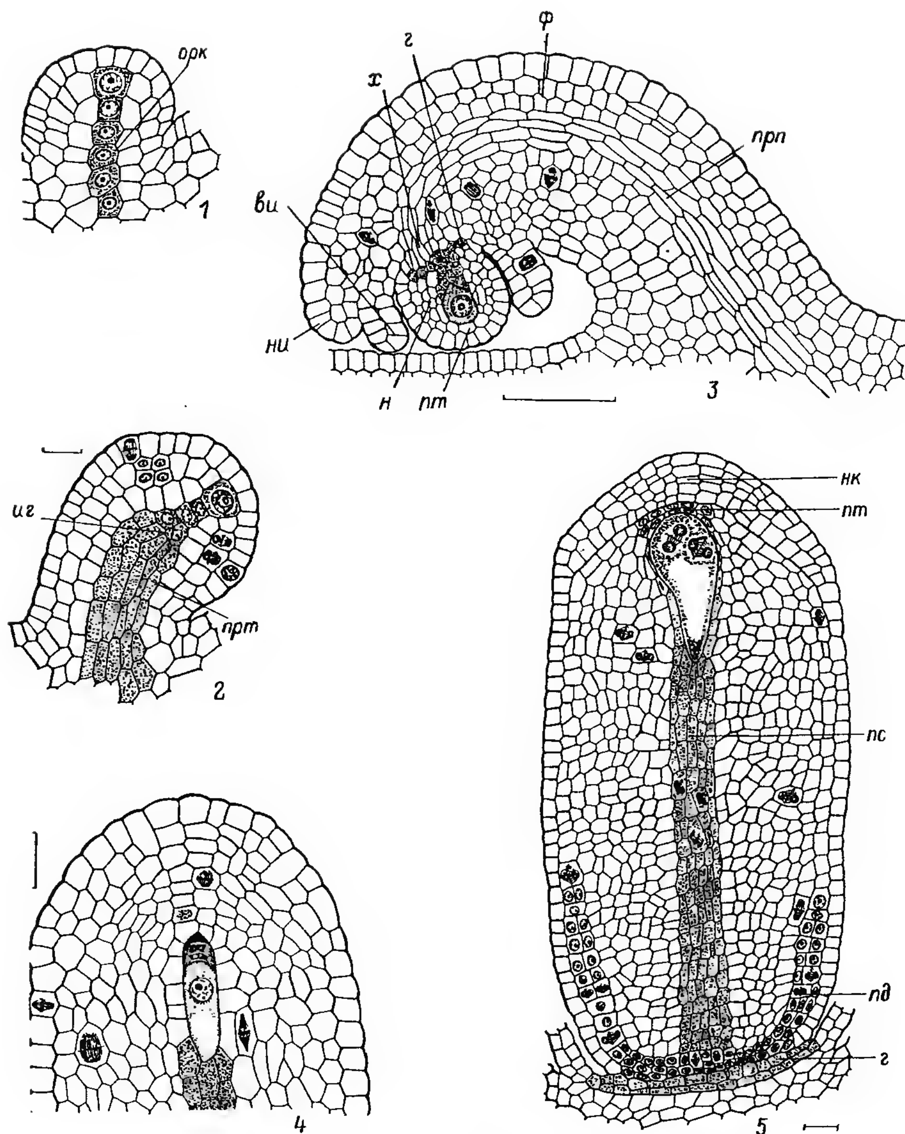


Рис. 1. Развитие и строение семязачатка у *Nuphar lutea*.

1, 2 — формирование примордия семязачатка и дифференциация в нем археспориальной клетки, инициалей гипостазы и внутреннего интегумента; *3* — семязачаток с мегаспороцитом перед мейозом, формирование различных структур; *4* — нуцеллус семязачатка на стадии тетрады мегаспор; *5* — семязачаток во время образования 4-ядерного зародышевого мешка, дифференциация постамента и подиума и начало дегенерации внутренних слоев париетальной ткани. *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *иг* — инициали гипостазы, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок, *орк* — осевой ряд клеток, *пд* — подиум, *прп* — проводящий пучок, *прт* — прокамбиальный тяж, *пс* — постамент, *пт* — париетальная ткань, *ф* — фуникулус, *х* — халаза. Масштабная линейка: *1, 2, 4* — 0.03 мм; *3* — 0.1 мм; *5* — 0.02 мм.

Постамент образован клетками, вытянутыми вдоль продольной оси нуцеллуса. Клетки имеют плотную цитоплазму. Уже в периоды формирования и созревания зародышевого мешка, когда происходит сильный рост зародышевого мешка в длину и последний достигает середины нуцеллуса, начинается разрушение клеток постамента. Первыми подвергаются деструкции клетки постамента, граничащие с халазальным концом зародышевого мешка, который, вероятно, функционирует как гаусторий

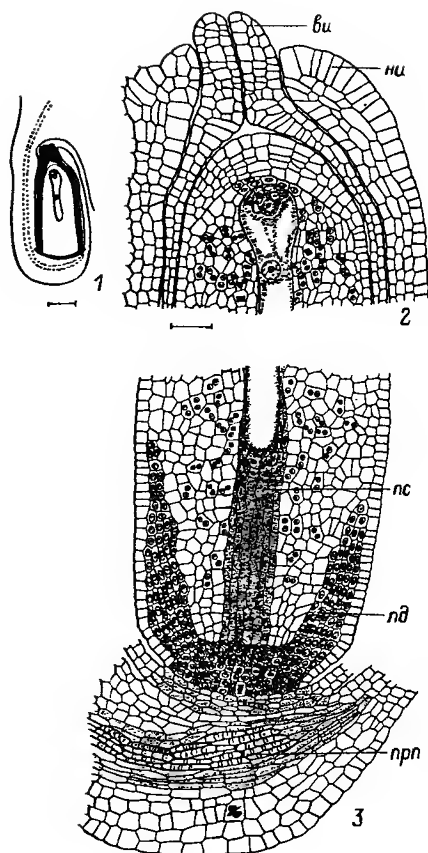


Рис. 2. Семязачаток *Nuphar lutea* перед оплодотворением.

1—*3* — начало деструкции верхних клеток постамента. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1* — 0.3 мм; *2*, *3* — 0.1 мм.

(рис. 2, *3*). На эту особенность указывали и ранее (Батыгина и др., 1980). Деструкция усиливается после оплодотворения, когда формируется эндоспермальный гаусторий (рис. 3, *5*). Клетки постамента полностью разрушаются к стадии глобулярного зародыша, после чего гаусторий приходит в контакт с нижележащими клетками центральной части подиума (рис. 4, *4*).

Подиум в сформированном семязачатке представлен 2—6 слоями таблитчатых клеток в латеральной части и 8—10 слоями изодиаметрических клеток в центральной части. Клетки характеризуются плотной цитоплазмой. Верхняя граница подиума находится на уровне халазального конца зародышевого мешка (рис. 2, *3*). После оплодотворения увеличивается толщина подиума, а его верхняя граница оказывается выше апикального конца эндоспермального гаустория вследствие разрушения последним постамента. На стадии 2—4-клеточного проэмбрио в латеральной области нуцеллуса как продолжение подиума дифференцируются 2—3 слоя узких клеток, доходящих до клеток париетальной ткани. И, таким образом в нуцеллусе формируется особая «периферическая проводящая система», связанная через гипостазу с проводящим пучком семязачатка (рис. 3, *4*, *5*).

Следует подчеркнуть, что в нуцеллусе до оплодотворения наблюдается аккумуляция крахмала, при этом он не обнаруживается в постаменте и подиуме. В этих структурах полисахариды выявляются в форме декстринов. После оплодотворения мелкие крахмальные зерна появляются в подиуме и узких клетках латеральной области нуцеллуса. В остальных клетках латеральной области нуцеллуса накапливаются крупные сложные крахмальные зерна, в результате чего постепенно формируется перисперм семени (рис. 5, *1*, *4*).

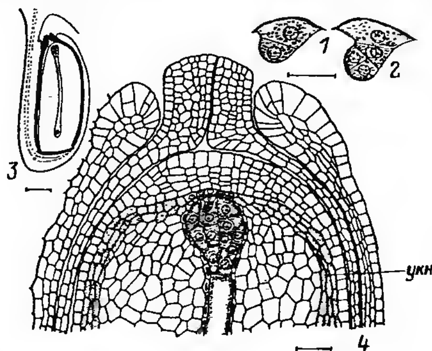
В подиуме крахмальные зерна аккумулируются сначала в центральной части (рис. 3, *5*). К стадии глобулярного зародыша они появляются и в остальных клетках подиума (рис. 4, *5*). Одновременно с этим из 3—5 слоев клеток центральной части подиума исчезает крахмал, в вакуолях клеток начинают накапливаться танины, а в клеточных стенках — лигнин (рис. 4, *4*). По мере созревания семени большая часть клеток подиума в основании нуцеллуса заполняется танинами, а их стенки становятся сильно лигнифицированными. Однако 3—4 слоя клеток подиума вблизи эндоспермального гаустория и 2—6 слоев клеток в латеральной части подиума остаются тонкостенными (рис. 5, *3*). Тонкостенными остаются и узкие клетки нуцеллуса в средней (2—3 слоя) и микропилярной (3—4 слоя) частях зрелого семени. В этих клетках обнаруживается небольшое количество мелких крахмальных зерен; некоторые из клеток 2-ядерные.

Интегумент. Семязачаток у *Nuphar lutea* — битегмальный, микропиле сформировано внутренним интегументом (рис. 2, *1*). Внутренний интегумент 2-слойный

в средней части и 2—3-слойный в базальной части. В его апикальной части за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы формируется 3—4-слойный оперкулум (рис. 2, *2*). После оплодотворения число слоев клеток оперкулума увеличивается до 5—6 (рис. 3, *4*). Со стадии глобулярного зародыша стенки некоторых клеток в верхней части оперкулума, а также наружные тангенциальные и частично радиальные стенки клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента начинают лигнифицироваться. Наружный интегумент 3—4-слойный и лишь в основании он представлен 5—6 слоями клеток (рис. 2, *2, 3*). Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента, внутренней эпидермы и паренхимы наружного интегумента, оставаясь тонкостенными, постепенно вытягиваются вдоль развивающегося семени. Напротив, стенки клеток наружной эпидермы наружного интегумента, особенно наружные тангенциальные, начинают утолщаться (рис. 2, *2*). В зрелом семени клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента сильно сжаты и лишены содержимого, тогда как клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента, наружной эпидермы наружного интегумента и большинство клеток оперкулума лигнифицированы. В базальной части наружного интегумента клетки внутренней эпидермы подвергаются деструкции. И, таким образом, семенная кожура у *N. lutea* образована 5—7 слоями клеток: экзотеста, 2—4-слойная мезотеста, нерегулярная эндотеста и эндотегмен (рис. 5, *2, 3*).

Халаза составляет меньшую часть семязачатка и семени по сравнению с нуцеллусом и интегументами и может быть охарактеризована как мезохалаза (Шамров, 1997). Она состоит из 10—15 слоев (рис. 2, *3*). В зрелом семени ее клетки особенно в наружной области становятся довольно крупными, но остаются тонкостенными (рис. 5, *3*).

Пограничной тканью, дифференцирующейся между нуцеллусом, интегументами, халазой и фуникулусом, является гипостаза. На первых стадиях развития (во время мегаспорогенеза) она имеет вид диска и состоит из одного слоя изодиаметрических густоплазменных клеток (рис. 1, *3*). В дальнейшем гипостаза становится сначала 2-слойной (рис. 1, *5*), а затем 3—4-слойной (рис. 2, *3*), при этом ее клетки вытягиваются перпендикулярно продольной оси семязачатка. В период раннего эмбриогенеза происходит увеличение размеров клеток гипостазы, она как бы приподнимается, принимая форму плоской чаши. В большей части ее тонкостенных клеток откладывается крах-



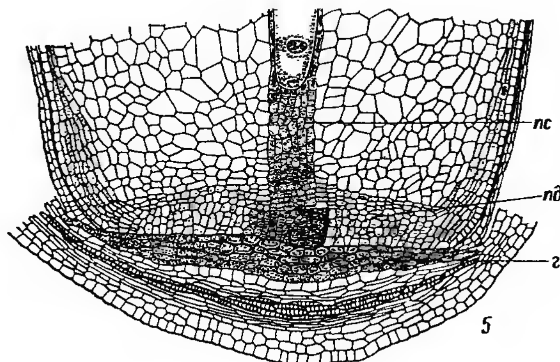


Рис. 3. Формирующееся семя *Nuphar lutea* в период раннего эмбриогенеза.

1 — 2-клеточный проэмбрио; *2* — 4-клеточный проэмбрио (в клетках крахмал); *3—5* — семя на стадии 4-клеточного проэмбрио (дифференциация «узких клеток» в латеральной области нуцеллуса, отложение крахмала в центральной части подиума и большинстве клеток гипостазы. В центральной части гипостазы происходит лигнификация клеточных оболочек и накопление танинов). *укн* — узкие клетки нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.02 мм; *3* — 0.3 мм; *4, 5* — 0.1 мм.

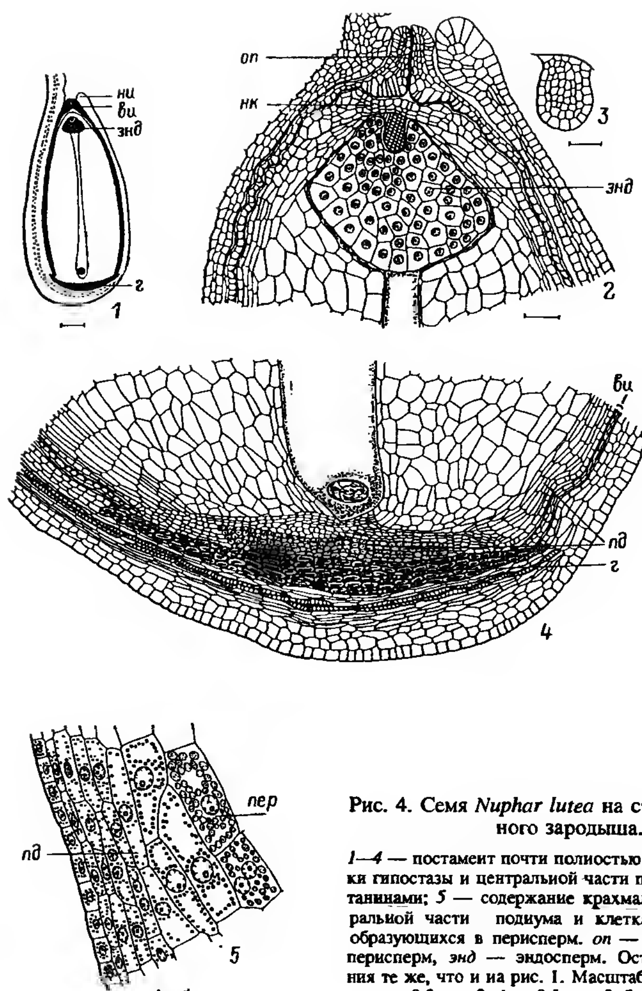


Рис. 4. Семя *Nuphar lutea* на стадии глобулярного зародыша.

1—4 — постамент почти полностью разрушился, клетки гипостазы и центральной части подиума заполнены танинами; *5* — содержание крахмала в клетках латеральной части подиума и клетках нуцеллуса, преобразующихся в перисперм. *оп* — оперкулум, *пер* — перисперм, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1* — 0.3 мм; 2. *4* — 0.1 мм: *3. 5* — 0.02 мм.

мал, тогда как в некоторых клетках центральной области гипостазы наряду с крахмалом аккумулируются танины, а оболочки этих клеток становятся лигнифицированными (рис. 3, *5*). К стадии глобулярного зародыша (рис. 4, *4*) все клетки гипостазы лигнифицированы и заполнены танинами. В таком состоянии гипостаза сохраняется в зрелом семени (рис. 5, *3*).

Проводящая система сформированного семязачатка и развивающегося семени представлена простым пучком с кольчатыми трахеидами, который проходит по фуникулусу и халазе и заканчивается у основания наружного интегумента (рис. 2, *3*; 3, *5*; 4, *4*; 5, *3*). В клетках, окружающих проводящий пучок, выявляется крахмал.

Укажем на некоторые особенности эмбрио- и эндоспермогенеза у *N. lutea*. Деление в зиготе происходит наклонно относительно продольной оси семязачатка. Из возникших клеток более крупной является базальная (*cb*) (рис. 3, *1*). Затем в апикальной клетке (*ca*) перегородка закладывается также наклонно по отношению к продольной оси семязачатка, но относительно оси развивающегося проэмбрио она располагается под прямым углом к предыдущей перегородке. В клетке *cb* перегородка ориентирована наклонно по отношению к продольной оси проэмбрио и поперечно относительно продольной оси семязачатка. Возникает тетрада клеток, в каждой из которых накапливаются мелкие крахмальные зерна. В период образования 2- и

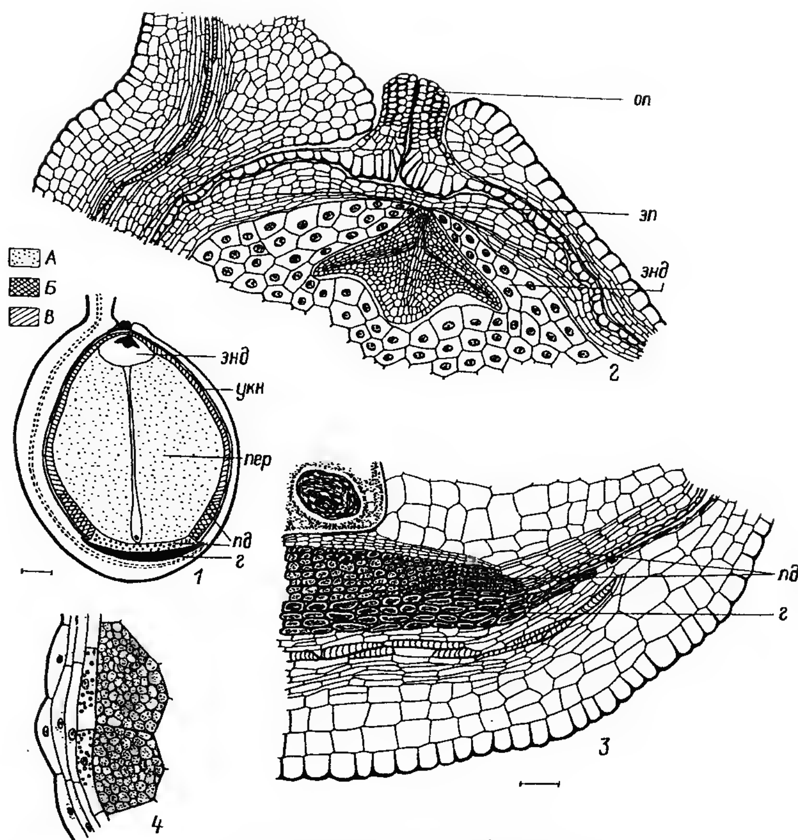


Рис. 5. Зрелое семя *Nuphar lutea*.

1 — общий вид: *А* — центральная часть подиума (клетки с лигнифицированными оболочками, заполненные танинами), *Б* — латеральная часть подиума с тонкостенными клетками, *В* — узкие клетки в латеральной части нуцеллуса, не относящиеся к перисперму; *2, 3* — микропилярная (*2*) и халазальная (*3*) части семени; *4* — клетки перисперма. *эп* — эпистаза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабная линейка: *1* — 0.2 мм; *2, 3* — 0.1 мм; *4* — 0.02 мм.

4-клеточного проэмбрио стенка базальной клетки, обращенная к париетальной ткани, сильно утолщена за счет веществ полисахаридной природы (рис. 3, *1, 2*). В дальнейшем мы смогли наблюдать глобулярный зародыш с дифференцированной эмбриодермой (рис. 4, *3*) и зародыш в зрелом семени, хорошо дифференцированный на 2 семядоли, эпикотиль, гипокотиль и апекс корня (рис. 5, *2*). Что касается эндосперма, то он развивается по целлюлярному типу и характеризуется наличием одноклеточного 1-ядерного халазального гаустория (рис. 3, *3—5*; 4, *1, 2, 4*). Эндосперм занимает относительно небольшой объем зрелого семени (рис. 5, *1*) и в его клетках накапливаются мелкие крахмальные зерна.

Ribes aureum

У *R. aureum*, как и других представителей сем. *Grossulariaceae*, гинецей паракарпный, состоит из 2 плодолистиков. Завязь нижняя, одногнездная, плацентация париетальная.

Развитие семязачатка у видов сем. *Grossulariaceae* было изучено до сих пор недостаточно. Ранние стадии его формирования исследовались у *Ribes nigrum* (Warming, 1878; Комар, 1965; Кордюм, 1968, 1978). По данным Е. Л. Кордюм (1968, 1978), примордий семязачатка *R. nigrum* возникает на плаценте за счет антиклиналь-

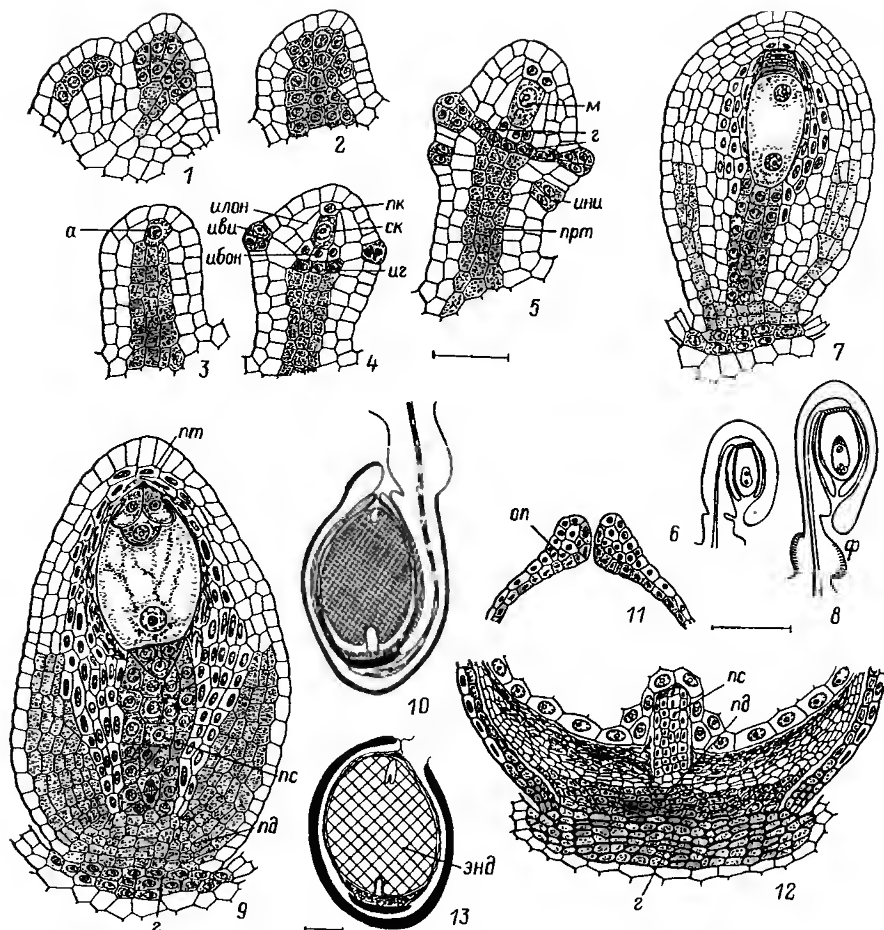


Рис. 6. Развитие и строение семязачатка и семени у *Ribes aureum*.

1, 2 — формирование примордия семязачатка; *3—5* — дифференциация структур семязачатка; *6, 7* — семязачаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка (начало дегенерации клеток в латеральной области нуцеллуса, формирование постамента и подиума, начало образования ариллуса); *8, 9* — семязачаток перед оплодотворением; *10—12* — семя на стадии глобулярного зародыша (видны постамент, а также подиум и гипостаза ;клетки с лигнифицированными оболочками); клетки подиума, гипостазы, наружной эпидермы наружного интегумента и внутренней эпидермы внутреннего интегумента заполняются таннинами); *13* — зрелое семя. *а* — археспориальная клетка, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса; *иви* — инициали внутреннего интегумента, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *ини* — инициали наружного интегумента, *м* — мегаспороцит, *пк* — париентальная клетка, *ск* — спорогенная клетка, *ф* — фуникулус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5. Масштабная линейка: *1—5, 7, 9, 12* — 0.03 мм; *6, 8, 10* — 0.1 мм; *11* — 0.05 мм; *13* — 0.3 мм.

ных делений клеток эпидермального и субэпидермального слоев, периклинальных и антиклинальных делений клеток глубжележащих слоев (Ribes-тип мегаспорангия).

Проведенное нами исследование показало, что в месте формирования примордия семязачатка в субэпидермальном слое плаценты выделяется группа густоплазменных клеток, которые делятся сначала антиклинально. Но постепенно клетки субэпидермального, а также 3—4 нижележащих слоев плаценты начинают делиться периклинально (рис. 6, *1*). Наружные производные клетки субэпидермального слоя плаценты затем делятся преимущественно антиклинально, а его внутренние производные и возникшие клетки нижележащих слоев плаценты — преимущественно периклинально (рис. 6, *2*). Одна из центральных клеток наружных производных субэпидермального слоя плаценты дифференцируется в археспориальную клетку. Постепенно формируется примордий семязачатка, состоящий из эпидермы, субэпидермы и 3 продольных рядов клеток под археспориальной клеткой (рис. 6, *3*).

Археспориальная клетка делится периклинально на спорогенную и париетальную клетки. Одновременно с этим происходит дифференциация внутреннего интегумента из клеток эпидермы, обособление инициалей латеральной области нуцеллуса из клеток субэпидермы, а также инициалей базальной области нуцеллуса, тяжей прокамбиальных клеток халазы, фуникулуса и центральных клеток гипостазы из клеток продольных рядов (рис. 6, *4*). После формирования 2 париетальных клеток и преобразования спорогенной клетки в мегаспороцит дифференцируются наружный интегумент из клеток эпидермы и латеральные клетки гипостазы из клеток субэпидермы (рис. 6, *5*).

Нуцеллус. Семязачаток у *R. aureum* анатропный (рис. 6, *6, 8*), крассинуцеллятный. В нуцеллусе топографически выделяются 3 области: апикальная, базальная и латеральная. Апикальная область образована париетальной тканью, состоящей из 3 слоев в виде 2 рядов клеток (рис. 6, *7*). Париетальная ткань существует непродолжительное время и почти полностью разрушается к стадии зрелого зародышевого мешка. К этому времени клетки эпидермы нуцеллуса над париетальной тканью становятся радиально вытянутыми (рис. 6, *9*).

Базальная область нуцеллуса образована сначала 3 рядами клеток, расположенных в 1 слой под мегаспороцитом (рис. 6, *5*). В дальнейшем клетки активно делятся и на начальных стадиях развития зародышевого мешка число слоев увеличивается до 7—8 (рис. 6, *7*). Бóльшая часть слоев базальной области нуцеллуса (5—6 слоев), состоящих из вытянутых клеток непосредственно под зародышевым мешком, преобразуется в постамент, а 2 нижних слоя из изодиаметрических клеток — в центральную часть подиума (рис. 6, *7*). Клетки постамента и далее интенсивно делятся в различных направлениях, в результате чего в основании зрелого зародышевого мешка формируется 7-слойная колонка в виде 4—5 продольных рядов (рис. 6, *9*). После оплодотворения (рис. 6, *10—12*) особенно когда формируется эндосперм и его халазальная область начинает функционировать в качестве гаустория, вокруг постамента происходят активные процессы разрушения клеток латеральной области нуцеллуса. Непосредственно в постаменте также отмечается деструкция содержимого его клеток, а клеточные стенки начинают утолщаться (рис. 6, *12*). В зрелом семени постамент сохраняется (рис. 6, *13*).

Латеральная область нуцеллуса представлена сначала 2—3 слоями клеток (рис. 6, *5*), к началу развития зародышевого мешка она становится 6—7-слойной. На стадии 2-ядерного зародышевого мешка 3 внутренних слоя ее клеток, соприкасающиеся с зародышевым мешком, начинают разрушаться. Одновременно с этим в субэпидермальном слое латеральной области халазальной зоны нуцеллуса происходят периклинальные деления, инициирующие образование латеральной части бокаловидного подиума (рис. 6, *7*). В сформированном семязачатке подиум образован 3—6 слоями таблитчатых густоплазменных клеток. Его верхняя граница находится на уровне антипод. Клетки латеральной области нуцеллуса вокруг зародышевого мешка продолжают разрушаться. Процесс разрушения охватывает и нижележащие клетки вокруг подиума (рис. 6, *9*). После оплодотворения подиум принимает чашевидную форму, его верхняя часть, представленная тонкостенными клетками, также разрушается. Оболочки клеток нижней части подиума, состоящей из 4—5 слоев, становятся утолщенными (рис. 6, *12*). В них накапливаются танины, и они сохраняются в зрелом семени (рис. 6, *13*).

Интегумент. Семязачаток у *R. aureum* битегмальный. Микропиле образовано обоими интегументами. Внутренний интегумент дифференцируется первым (рис. 6, *4*). Оба интегумента имеют эпидермальное происхождение. Инициали интегументов, возникающих как кольцевидные валики, располагаются в 2 слоя и делятся сначала периклинально (рис. 6, *4, 5*). В сформированном семязачатке внутренний интегумент 3-слойный в базальной части, 2-слойный в средней и 3—4-слойный в апикальной части (в апикальной части за счет периклинальных делений клеток наружной эпидермы образуется оперкулум). Наружный интегумент состоит из 3—4 слоев в базальной части, 3 слоев в средней и 5—6 слоев в апикальной части. В период раннего эмбриогенеза оболочки клеток внутренней эпидермы и всех слоев базальной части

внутреннего интегумента начинают утолщаться, а в клетках накапливаются танины (рис. 6, *12*). Большая часть клеток наружной эпидермы внутреннего интегумента постепенно разрушается. Все клетки сохраняющегося оперкулума становятся лигнифицированными. Слои клеток наружного интегумента почти полностью, кроме внутренней эпидермы, входят в состав семенной кожуры. В наружной эпидерме, трансформирующейся в экзотесту, аккумулируются танины (рис. 6, *10, 13*).

В основании формирующихся нуцеллуса и внутреннего интегумента возникает г и п о с т а з а в виде 1-слойного диска из таблитчатых клеток (рис. 6, *5*). В процессе развития семязачатка она становится 2—3-слойной (рис. 6, *7, 9*). После оплодотворения число слоев клеток гипостазы увеличивается до 6. В период раннего эмбриогенеза в ее клетках накапливаются танины, а оболочки становятся лигнифицированными (рис. 6, *12*). В зрелом семени гипостаза сохраняется (рис. 6, *13*).

Ф у н и к у л у с. Семязачаток *R. aureum* характеризуется длинным фуникулусом. Уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка начинается разрастание его тканей (рис.6, *6*), что приводит в дальнейшем к образованию ариллуса. Клетки эпидермы фуникулуса перед оплодотворением становятся секреторными и функционируют в качестве обтуратора. Проводящий пучок проходит по фуникулусу и оканчивается в халазе в форме воронки вблизи гипостазы (рис. 6, *6, 8, 10*).

Обсуждение

Семязачатки исследованных нами видов крассинуцеллятные. Нуцеллус дифференцирован на апикальную (2—6-слойная париетальная ткань), базальную и латеральную области. У *Nuphar lutea* формируется нуцеллярный колпачок, преобразующийся в зрелом семени в эпистазу. Наиболее примечательной особенностью является дифференциация в нуцеллусе таких специфических структур, как постамент и подиум. История изучения этих структур у кувшинковых и крыжовниковых имеет свои особенности.

В периоды мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у представителей родов *Hydrostemma* (= *Barclaya*), *Nuphar, Nymphaea* и *Victoria* были обнаружены продольные ряды клеток в центральной части нуцеллуса (Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991; Винтер, 1993). На продольные ряды в нуцеллусе некоторых видов *Nymphaea* впервые обратил внимание A. Weberbauer (1894). Эти ряды были названы «Leitungsbahnen». Исследование семязачатка и семени у *Nuphar lutea* позволило нам вскрыть закономерности генезиса продольных рядов нуцеллуса, представляющих собой по происхождению базальную область нуцеллуса. Бóльшая часть слоев этих рядов в основании развивающегося мегаспороцита, а затем зародышевого мешка представляют собой постамент, активно функционирующий не только во время формирования семязачатка, но и в течение длительного времени в развивающемся семени. Следует отметить, что структура, подобная постаменту, была обнаружена в основании 2-клеточного эндосперма у *Brasenia schreberi* Gmel. из сем. *Cabombaceae* (Khanna, 1965). Она была описана как «гипостаза», состоящая из удлиненных густоплазменных клеток с кутинизированными оболочками. Необходимо подчеркнуть, что гипостаза, в нашем понимании (Shamrov, 1992), была ими названа «чашевидной тканью».

Особенности возникновения и развития другой специфической структуры нуцеллуса — подиума — были выявлены нами впервые для кувшинковых также на примере семязачатка *Nuphar lutea*. Анализируя литературу, мы пришли к выводу, что, по-видимому, эту структуру имели ввиду исследователи, изучившие *Cabomba caroliniana* Gray из сем. *Cabombaceae* (Ramji, Padmanabhan, 1965). Они обнаружили так называемую «базальную меристему» в основании нуцеллуса, представленную мелкими густоплазменными клетками. За счет активности этой меристемы осуществляется, по их мнению, рост нуцеллуса. Возможно, о подиуме идет речь в исследовании по *Hydrostemma longifolium* (*Barclaya longifolia*) (Schneider, 1978). У этого вида в нуцеллусе описаны периклинальные деления клеток, которые на поздних стадиях развития располагаются радиальными рядами вокруг клеток перисперма.

Данные, полученные по *Nuphar lutea*, свидетельствуют о том, что в запасающую ткань семени, перисперм, преобразуется только латеральная область нуцеллуса. Постамент разрушается в процессе развития, а запасной крахмал не откладывается в подиуме и узких клетках (2—4 слоя) под эпидермой (латеральной области нуцеллуса). Сведения об особенностях перисперма у других видов сем. *Nymphaeaceae* единичные, хотя в большинстве имеющихся работ указывается, что в перисперм преобразуется центральная часть нуцеллуса. У *Euryale ferox* Salisb. (Khanna, 1964) было обнаружено, что центральные клетки нуцеллуса трансформируются в клетки перисперма, а сохраняющиеся радиально вытянутые клетки в микропилярной части нуцеллуса становятся кутинизированными, в них крахмал не накапливается. У *Hydrostemma longifolia* (Schneider, 1978) вокруг формирующегося перисперма клетки нуцеллуса, расположенные в виде радиальных рядов, лишены крахмала.

Что касается наличия и строения постамента и подиума у представителей сем. *Grossulariaceae*, то имеющиеся данные противоречивы. У *Ribes missouriense, R. niveum* (Mauritzon, 1933) и *R. aureum* (Комар, 1965) было обнаружено, что клетки латеральной области нуцеллуса вблизи зародышевого мешка постепенно разрушаются еще до оплодотворения. Непосредственно под антиподами зародышевого мешка клетки, расположенные в форме чаши, становятся лигнифицированными и в дальнейшем сохраняются. По данным J. Mauritzon (1933), после оплодотворения клетки нуцеллуса разрушаются и вокруг чашевидной структуры. Эта структура была названа K. Dahlgren (1940) постаментом, тогда как Г. А. Комар (1965) определила ее как «нуцеллярный тапетум» или подиум. Генезис чашевидной структуры не был полностью прослежен. Ее наличие отмечали в зрелом семени (Dahlgren, 1930; Mauritzon, 1933). Наши данные свидетельствуют о том, что в нуцеллусе *R. aureum* дифференцируются одновременно постамент и подиум. Мы согласны с представлением Dahlgren о том, что структуру в основании зародышевого мешка, представленную клетками с утолщенными оболочками, следует называть постаментом. Однако форма этой структуры напоминает скорее не чашу, а колонку. До оплодотворения ее клетки являются жизнедеятельными. Они густоплазменные и активно делятся. Утолщение их оболочек происходит во время раннего эмбриогенеза. В отличие от постамента, формирование подиума характеризуется иными закономерностями. Его наличие можно предположить исходя уже из иллюстраций, приведенных в работе Mauritzon (1933). Подиум имеет бокаловидную форму и дифференцируется как и постамент в халазальной зоне нуцеллуса. Он имеет двойственное происхождение: латеральная часть возникает за счет периклинальных делений субэпидермальных клеток латеральной области нуцеллуса, а центральная часть — за счет антиклинальных делений клеток в основании базальной области нуцеллуса. В сформированном семязачатке он представлен 3—6 слоями густоплазменных таблитчатых клеток. В процессе развития подиум принимает чашевидную форму. Его верхняя часть из тонкостенных клеток разрушается, а нижняя часть, представленная клетками с танинами и лигнифицированными оболочками, сохраняется в зрелом семени.

Наличие гипостазы ранее было отмечено для многих представителей сем. *Nymphaeaceae* и только для *Ribes aureum* в сем. *Grossulariaceae*, причем в семязачатке перед оплодотворением. Нами был прослежен генезис гипостазы у *Nuphar lutea* и *Ribes aureum*. Она дифференцируется еще в примордии семязачатка, имеет форму чаши и до оплодотворения представлена 2—4 слоями тонкостенных клеток. Утолщение оболочек и заполнение клеток танинами происходит во время раннего эмбриогенеза. В зрелом семени гипостаза сохраняется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1071—1087.

Винтер А. Н. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Hydrostemma longifolium* (*Barclaya longifolia*) (*Barclayaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 69—83.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 75—87.

Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Комар Г. А. О структуре ариллуса некоторых представителей сем. крыжовниковых (*Grossulariaceae*) // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 114—130.

Кордюм Е. А. Особенности раннего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. 1968. Т. 2. № 5. С. 415—428.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Уранов А. А. Растение и среда // Жизнь растений. М., 1974. Т. 1. С. 58—98.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Dahlgren K. V. O. Zur Embryologie der Saxifragoideen // Svensk Bot. Tidskr. 1930. Bd 24. S. 429—448.

Dahlgren K. V. O. Postamentbildungen in den Embryosacken der Angiospermen // Bot. Notiser. 1940. Hf. 4. S. 347—369.

Khanna P. Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 1. *Euryale ferox* Salisb. // Proc. Indian Acad. Sci. 1964. Vol. 59. N 4. P. 237—247.

Khanna P. Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 2. *Brasenia schreberi* Gmel. and *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Austr. J. Bot. 1965. Vol. 13. N 3. P. 379—387.

Mauritzon J. Studien uber die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae* // Diss. Lund. 1933. 152 S.

Ramji M. V., Padmanabhan D. Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. 1. Ovule and carpel // Proc. Indian Acad. Sci. 1965. Vol. 62. N 5. P. 215—223.

Schneider E. Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. IX. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139. N 2. P. 223—230.

Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, USSR, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 501—502.

Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Ser. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Weberbauer A. Beitrage zur Samenanatomie der Nymphaeaceen // Bot. Jahrb. 1894. Bd 18. Hf. 3. S. 213—258.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 XI 1996

SUMMARY

The ovule and seed development and dynamics of their structures were investigated in *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) and *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*). The ovular primordium is formed due to periclinal divisions of subepidermal cells (main portion) and periclinal and anticlinal divisions of third—fourth layers of placenta. It consists of epidermis, subepidermis and 2—3 axial cell rows. The epidermal layer gives rise to epidermis of nucellus, chalaza, funiculus and both integuments. The archesporium, parietal tissue, lateral region of the nucellus, outer region of the chalaza and funiculus are formed from subepidermal layer. The cells of axial rows produce basal region of the nucellus and inner region of the chalaza. The hypostase is differentiated at the base of nucellus and inner integument. The ovule is hypertropous (*Nuphar lutea*), or anatropous (*Ribes aureum*), crassinucellate, bitegmic, mesochalazal and funicular. The parietal tissue (apical region of the nucellus), podium, postament and nucellar cap (only in *Nuphar lutea*) are differentiated in the nucellus. The hypostase in 2—6-layered. Initially its cells have thin walls and later, after fertilization, they become lignified and contain tannins. A well-differentiated vascular bundle terminates near hypostase. The seed coat is formed by the derivatives of both integuments. The operculum, hypostase, podium and postament (*Ribes aureum*) are preserved in mature seed.

УДК 581.9 : 581.5 : 551.234 (571.651)

© А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

ОЧЕРК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНА КУКУНЬСКИХ (ЛОРИНСКИХ) ГОРЯЧИХ КЛЮЧЕЙ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

A. E. KATENIN, G. S. REZVANOVA. SURVEY OF FLORA AND VEGETATION OF THE KUKUN (LORINO) HOT SPRINGS AREA (CHUKCHI PENINSULA)

Приведены геологическая, ландшафтная, флористическая и геоботаническая характеристики территории горячих ключей и их окрестностей, сведения об истории ботанического изучения территории, а также о характере и последствиях деятельности человека на ключах. Объединенная флора территории ключей и их окрестностей насчитывает 272 вида сосудистых растений. Найдено 7 видов, новых для флоры Чукотских тундр, и 3 — для Крайне-Восточного флористического округа. Не обнаружено 3 видов, ранее приводимых для флоры территории ключей. Из 30 видов, встреченных только на территории ключей, 19 являются местными термофилами, 5 — сорными заносными и 6 — культурными растениями. Среди 61 вида, общих для территории ключей и окрестных тундр, преобладают виды, заходящие из тундр на территорию ключей; лишь один термофильный вид обнаружен вне территории ключей. Прониканию тундровых видов на территорию ключей способствует нарушение человеком их экосистем.

Расположенные на востоке Чукотского п-ова более 20 групп термоминеральных источников представляют собой уникальное явление для российской Арктики. На участке, находящемся под непосредственным воздействием термальных источников (термальное урочище), существуют непрерывно в течение многих тысячелетий термогалофитные биоценозы со специфической флорой и растительностью. Это отмечали все ботаники, изучавшие флору и растительность Чукотского п-ова (Тихомиров, 1957; Хохряков, 1979; Экосистемы..., 1981; Юрцев и др., 1985).

Горячие ключи Чукотского п-ова размещены на территории, протянувшейся на 280 км с севера на юг и на 240 км с запада на восток, и находятся в разных подзонах, флористических и геоботанических округах и ландшафтах. Сами источники различаются дебитом, температурой и химическим составом воды. Особенности местонахождений ключей, так же как и свойства их вод, сильно влияют на характеристики флоры и растительности их термального урочища (ТУ). Поэтому биоценозы разных термальных источников Чукотского п-ова значительно различаются по своим ботаническим компонентам. Взаимообмен видами растений между термальными урочищами Чукотского п-ова маловероятен из-за больших расстояний. Наличие же общих видов, вероятно, говорит об одинаковости флоры и растительности территорий, окружавших ключи во время потепления климата в послеледниковую эпоху.

Флора и растительность ТУ всегда отличаются от таковых окружающей территории, и это первое, на что обращает внимание исследователь. Однако между флорой окрестных тундр и флорой ТУ всегда существует взаимообмен, протекающий в каждом конкретном случае по-своему. Флора ТУ — меняющаяся совокупность видов, теряющая реликтовые термофильные и принимающая новые виды из флоры окружающей территорий в соответствии с изменениями режима функционирования ключей, климата и окружающей флоры и растительности.

Около 30 лет назад появился новый фактор, изменяющий флору территории термальных источников Чукотского п-ова, — хозяйственная деятельность человека: прокладка дорог, бурение скважин, оборудование купален, сооружение теплиц, птицеферм и свинарников, а также массовые посещения ключей для купания и сбора

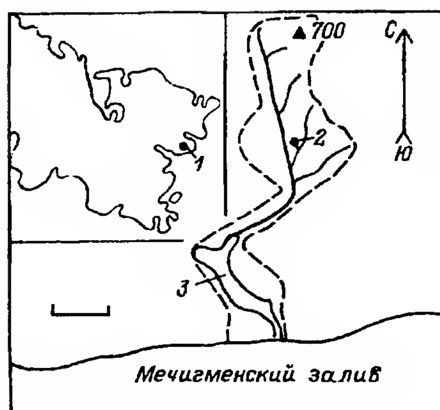


Рис. 1. Положение Кукуньских ключей иа Чукотском п-ове (*1*) и в долине р. Кукунь (*2*).

3 — место расположения наледи в долине реки. *а* — граница района флористических работ. Масштабная линейка — 2 км.

ягод и грибов. Это приводит к исчезновению реликтовых термогалофильных элементов из флоры источников, увеличению роли местных рудеральных видов и обогащению флоры заносными видами культурных растений и сорняков.

В этой статье на примере одного из наиболее освоенных человеком ключей на Чукотском п-ове мы проследим взаимодействие флоры окружающих тундр и флоры ТУ и влияние хозяйственной деятельности человека на термогалофильную флору горячих ключей.

В работе отряда Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН с 24 августа по 7 сентября 1995 г. на Кукуньских ключах приняли участие сотрудники Отдела растительного покрова Крайнего Севера БИН А. Е. Катенин и Г. С. Резванова и сотрудник Отдела альгологии БИН А. Ф. Лукницкая. Была выявлена флора сосудистых растений ТУ, сделано описание термофитной и антропогенной растительности, собраны образцы водорослей из теплых водоемов и из почвы на территории урочища. Кроме того, была выявлена флора сосудистых растений, водных и почвенных водорослей горных и равнинных тундр в окрестностях ключей в радиусе 5 км, включая верховья р. Кукунь, низкие отроги гор, распадки, плато и гору высотой 700 м над ур. м. Была обследована также полоса шириной до 2 и длиной до 20 км вдоль р. Кукунь от ключей до устья, охватившая долину реки и шлейфы гор, приморскую террасу в районе устья и морской пляж.

Кукуньские (Лоринские)[1] горячие источники находятся в северо-восточной части Чукотского п-ова на северном побережье Мечигменского залива в пункте с координатами 65° 35′ с. ш. и 171° 30′ з. д. Они расположены у южной оконечности хр. Тенканый, в горной долине в верховье г. Кукунь на высоте 65 м над ур. м., в 10 км от побережья (рис. 1). Южная оконечность хр. Тенканый сложена раннемеловыми гранитами и гранитоидами сложного состава, нарушенными разломами северо-западного и субширотного простирания. Приморская равнина к западу от устья р. Кукунь (III морская терраса высотой 10—25 м) сложена межледниковыми морскими отложениями — суглинками, песком и галькой (Никольский, 1937).

Р. Кукунь течет в тектоническом разломе в направлении с севера на юг. Она формируется выше ключей из многочисленных холодных горных ручьев и полноводным потоком входит в расширенную часть долины у западного ее борта. Горячие ключи же располагаются у восточного борта долины на расстоянии 150 м от русла реки. Теплый ручей, образованный ключами, ниже по склону, на расстоянии 300 м, где долина сужается, впадает в реку. Далее, до поворота на юго-запад, река течет в довольно узкой долине, не образуя поймы. После поворота реки на юго-запад ее долина расширяется, и формируется пойма. В месте поворота реки на юго-восток зимой образуется наледь.

Район горячих ключей находится в пределах Крайне-Восточного округа Чукотской флористической провинции (Юрцев и др., 1979), а в геоботаническом отноше-

[1] «Кукуньские» — правильиое иазваиие для ключей, выходящих иа поверхиость в долиие р. Кукунь, соответствующее принципам иаименования ключей у геологов; и под иим эти ключи известиы в специальной геологической литературе.

нии — в пределах территории, где в низких некарбонатных горах представлен северотундровый вариант высотной поясности, а на равнине — южный приморский вариант северных гипоарктических тундр (Katenin, 1990).

Климат равнинной и горной частей изученного района находится под влиянием Берингова моря с сильным ветровым перераспределением снега. Это приводит к резкому увеличению площадей обильно заснеженных и малоснежных экотопов при сокращении площади умеренно заснеженных территорий, а также к отсутствию кустарниковых сообществ не только на плакорах, но и в долинах рек и ручьев. Наиболее распространены кустарничковые сообщества в малоснежных экотопах, а также травяные и травяно-кустарничковые сообщества в сильно заснеженных экотопах.

На плоских поверхностях отрогов гор разной высоты развиты дриадовые (в том числе ивково-, рододендроново- и травяно-дриадовые), лойзелериевые и диапенсиевые сообщества (*Dryas ajanensis, Loiseleuria procumbens, Diapensia obovata, Salix phlebophylla, Rhododendron camtschaticum, Hierochloë alpina, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* subsp. *minus, Carex nesophila, Rhodiola atropurpurea*).

На крутых склонах отрогов гор в местах скопления снега присутствуют шикшевые, кассиопейные, травяно-ивковые и травяные сообщества с доминированием *Salix polaris, S. chamissonis, Empetrum subholarcticum, Cassiope tetragona, Sibbaldia procumbens, Dodecatheon frigidum, Festuca altaica, Poa paucispicula, Trisetum spicatum, Carex lachenalii, Lycopodium alpinum, L. pungens.*

В верхних частях склонов и на плато высоких гор развиты группировки эпилитных лишайников на россыпях крупных камней и группировки сосудистых растений (*Carex nesophila, Luzula beringensis, Artemisia arctica, Dryas ajanensis, Salix phlebophylla*) на небольших суглинистых участках среди камней.

В широких распадках между отрогами гор, на сухих буграх и грядах распространены сообщества гипоарктических кустарничков: *Empetrum subholarcticum, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Ledum decumbens, Arctous alpina*, часто с примесью *Betula exilis* и *Salix pulchra, Polygonum tripterocarpum, P. ellipticum, Carex concolor, Calamagrostis purpurea.*

На сырых участках этих распадков, где проходит рассеянный сток воды от снежников, тающих в глубине распадков, расположены травяные, травяно-моховые заболоченные и евтрофноболотные сообщества. В них наиболее часто доминируют *Pedicularis oederi, Senecio kjellmanii, Saxifraga calycina, Gentiana algida, Lagotis minor, Rhodiola atropurpurea, Minuartia macrocarpa, Carex misandra.* Здесь в травяно-моховых сильно увлажненных сообществах много *Cardamine victoris, Utricularia* sp., *Juncus biglumis.*

В заболоченных местах на плато и седловинах гор развиты осоково-зеленомошные (*Carex concolor, Calliergon* sp.) и осоково-пушицево-моховые болота (*Carex concolor, Eriophorum polystachion, Salix fuscescens*). В озерках встречаются *Hippuris vulgaris, Ranunculus pallasii.*

Шлейфы гор к долине р. Кукунь в среднем и нижнем ее течении заняты осоково-ивковыми зеленомошными сообществами с разнотравьем (*Carex concolor. Salix chamissonis, Equisetum arvense* subsp. *boreale, Polygonum viviparum*), пушицевыми кочкарными сообществами (*Eriophorum vaginatum, Carex concolor, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum*) и сообществами *Betula exilis* с *Ledum decumbens* и *Polygonum tripterocarpum.*

В долинах небольших холодных ручьев наиболее часто встречаются куртинные ивнячки (*Salix chamissonis*) с травами (*Carex lachenalii, Chamerion latifolium; Calamagrostis purpurea, Viola epipsiloides, Rhodiola atropurpurea*); изредка — кустарниковые (*Salix pulchra*) сообщества с разнотравьем (*Solidago compacta, Valeriana capitata, Rubus arcticus*). Часты также в поймах травяные сообщества (*Trisetum spicatum, Wilhelmsia physodes, Carex eleusinoides*).

На приморской всхолмленной и слабозаболоченной террасе развиты кочкарные пушицевые сообщества на буграх и полигонах. В озерах представлены заросли *Carex*

concolor, Arctophila fulva, Comarum palustre. На малоснежных и сухих холмах — дриадовые сообщества (*Dryas ajanensis* subsp. *beringensis, Salix reticulata, Calamagrostis arctica, Hierochloë alpina, Carex lugens, Hedysarum hedysaroides, Anemone sibirica*). На склонах террасы к р. Кукунь — травяно-кустарничковые сообщества с *Betula exilis, Vaccinium uliginosum, Empetrum subholarcticum, Artemisia arctica, Carex nesophila, Calamagrostis arctica*. В нижней части этих склонов — сообщества с *Salix polaris, Artemisia arctica, Gentiana glauca, Oxyria digyna, Primula eximia, Trisetum molle*.

В приморской части террасы распространены антропогенные группировки из *Artemisia tilesii, Leymus villosissimus, Angelica gmelinii, Cochlearia arctica*.

Вода Кукуньских ключей выходит многочисленными грифонами у левого склона долины. Вода хлоридно-кальциево-натриевая, щелочная (pH 7.2), насыщена газами (преобладает азот), гипертермальная (40—58 °С), дебит 22—27 л/с (Никольский, 1937).

Сейчас Кукуньские ключи имеют 2 основных выхода горячей воды: первый выход — естественный, на дне теплого озера с температурой воды +42 °С; второй — пробуренная скважина, выбрасывающая большое количество воды с температурой +58 °С на дне бетонного куба. Вода наполняет его и по трубам, вмонтированным в стены куба, самотеком (как из водонапорной башни) расходится к «потребителям». Суммарный дебит Кукуньского источника в настоящее время равен 47.5 л/с (Крюков, 1981). Теплая вода, выливаясь из отверстий в стенах куба, образует теплый ручей. Сбоку от куба в поток теплой воды вливается холодный ручей, текущий от небольшого заболоченного озерка и снежника (рис. 2).

Часть воды источников из озера и ручьев просачивается в довольно рыхлый грунт дна долины, проходит вниз по уклону долины и согревает грунт на довольно большой площади. В период хозяйственной деятельности на ключах в результате увеличения суммарного дебита воды с 23—27 до 47.5 л/с и подвода воды по трубам к различным хозяйственным постройкам площадь обогреваемой территории стала больше. Она увеличилась также за счет создания большого искусственного бассейна (рис. 2, *3*), разделения основного тока теплой речки на 2 русла, прокапывания водосборных канав у большого бассейна и птицефермы.

В 1965 г. колхоз им. Ленина с центром в с. Лорино начал сельскохозяйственное освоение Кукуньских ключей. Были построены теплица полезной площадью 500 м^2 и птицеферма (Леонтьев, 1973). Кроме того, были разбиты огороды под открытым небом на искусственно созданной плодородной почве. По горной долине была проложена автомобильная дорога, сооружены подъезды к зданиям и площадка для стоянки автомобилей.

Ниже по течению горячего ручья был выкопан купальный бассейн (20 × 40 м) с проточной водой. Этот бассейн окружен валом и дренажной канавой. На территории ТУ были построены 3 дома и несколько подсобных помещений. Здание птицефермы было размещено на специально подготовленной площадке в пределах ТУ, около него были выкопаны дренажные канавы. Ко всем жилым и хозяйственным постройкам были подведены трубы с горячей водой. Выше ключей был построен летний лагерь для отдыха детей, непосредственно примыкающий к ТУ.

Во время строительства на большей площади ТУ был уничтожен естественный растительный и почвенный покров, изменены рельеф и гидросеть. В процессе функционирования теплиц, птицефермы и огородов на территорию ТУ ежегодно завозились семена культурных и сорных растений, с птицефермы выбрасывался навоз, из домов и пионерлагеря — мусор и бытовые стоки. Отдыхающие вытаптывали и срывали термофильные растения, засоряли территорию.

Птицеферма на ключах перестала функционировать в 1985 г., а посевные работы в теплицах и огородах прекратились в 1990—1991 гг. (А. А. Мазур, личное сообщение). Перестал работать и лагерь отдыха детей на ключах. Прекратились регулярное поступление семян заносных растений в биоценозы, удобрение территории, а также расширение освоенной территории.

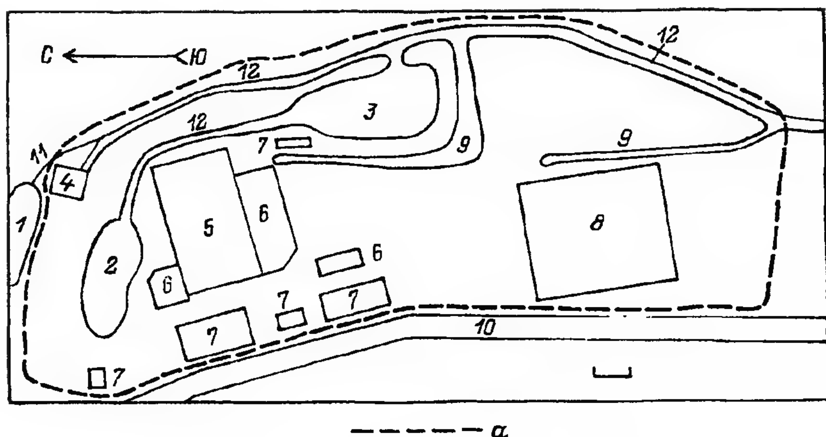


Рис. 2. План термального урочища Кукуньских ключей.

1 — холодное озеро у северной границы, *2* — теплое озеро с ключами на дне и павильоном купальни, *3* — искусственный бассейн для купания, *4* — куб-накопитель над скважиной, *5* — разрушенные теплицы, *6* — участки огородов с сообществами культурных и сорных растений, *7* — дома и хозяйственные постройки, *8* — фундамент птицефермы, *9* — дренажные канавы с теплой водой, *10* — дорога, *11* — холодный ручей, *12* — русла с теплой водой; *а* — граница термального урочища. Масштабная линейка — 10 м.

Однако неконтролируемое воздействие человека на природу терм не ослабло: участилось посещение ключей для купания, сбора грибов и ягод, начались разрушение построек и вывоз плодородной почвы. Периодически проводятся работы по очистке горячих ручьев и бассейнов для купания, а также обваловка грунтом куба-накопителя. Все это продолжает процесс разрушения биоценозов ТУ и обеднение аборигенной флоры, так как наибольшему воздействию подвергаются места, связанные с купанием, — берега бассейнов и горячих русел.

Посещения Кукуньских термальных источников ботаниками и сборы на них растений могли начаться еще во время экспедиций И. Биллингса (1791 г.), А. Э. Норденшельда (1878—1879 гг.), братьев А. и А. Краузе (1881 г.), так как их экспедиции работали в районе Мечигменского залива и залива Лаврентия и имели в своем составе ботаников (Тихомиров, Гаврилюк, 1966). Однако мы не имеем фактического подтверждения (публикаций, гербарных образцов) этого предположения.

В 1962 г. Кукуньские ключи посетил научный сотрудник Сектора Севера БИН АН СССР В. А. Гаврилюк. Результаты его работы не отражены в публикациях, но собранные им растения хранятся в гербарии БИН. Только посещения Б. А. Юрцевым 30 июля 1971 г. и Т. В. Плиевой и И. И. Макаровой в 1972 г. Кукуньских горячих ключей нашли отражение в ботанической литературе (Юрцев и др., 1973а, 1973б, 1975). К сожалению, в этих статьях о новых и редких для Чукотки видах упомянуто только 20 видов из найденных в районе ключей. Так как Б. А. Юрцев и его сотрудники посетили Кукуньские ключи в начале периода их хозяйственного освоения, в этих сборах совсем не отражено влияние деятельности людей на флору ТУ.

В 1974 г. Кукуньские ключи посетил ботаник из Института биологических проблем Севера (Магадан) А. П. Хохряков. В своей статье Хохряков (1979) привел список, включающий в себя 30 видов растений из ТУ и 19 видов из окружающих тундр, и основное внимание уделил заносным культурным и сорным растениям. Во «Флоре Магаданской области» Хохряков (1985) привел более точные определения некоторых видов, собранных на этих ключах, совсем не упомянул некоторые виды, приведенные в статье 1979 г., и указал для ключей ряд видов, не приведенных в этой статье.

Территория ТУ отличается от окружающих тундровых пространств своеобразным проявлением ряда факторов среды. Главные из них: отсутствие вечной и сезонной мерзлоты, отсутствие или неустойчивость снежного покрова зимой на части терри-

тории, значительное и постоянное увлажнение грунта, засоление воды и почвы, сильная влажность и повышенная температура воздуха круглый год, туманы в холодные сезоны и при понижении температуры летом, скопление большого количества снега по периферии урочища.

Эти условия кажутся благоприятными для развития пышной растительности с разнотравьем и кустарниками. Однако в это сочетание условий входит несколько неблагоприятных, таких как засоление, переувлажнение и высокая температура субстрата. В климатической обстановке подзоны типичных тундр, приморской полосы и горной долины даже действие такого фактора, как высокая температура воздуха, неэффективно из-за сильных порывистых ветров. Малоснежная центральная часть урочища непосредственно контактирует с обильно заснеженной его периферией при отсутствии промежуточной умеренно и устойчиво заснеженной полосы. Таким образом, в пределах ТУ преобладают пойменно-галечниковые экотопы, которые контактируют почти без переходов с приручейными и приснежниковыми экотопами на склонах в долину.

Для Кукуньских, как и для других горячих ключей Чукотки, характерен ряд специфических экотопов с соответствующими растительными сообществами. К ним относятся места слабых выходов горячей воды с пленками термофильных водорослей и разреженным покровом термофильных злаков и ситников (*Puccinellia hauptiana, Juncus ambiguus* var. *ossoraicus*); ручьи с горячей водой и пленками водорослей на поверхности воды и на дне; увлажненные берега водоемов и русел с разреженными одновидовыми группировками гало- и термофильных трав (*Cochlearia arctica, Puccinellia hauptiana*); сухие приподнятые террасы и валы с более сомкнутыми и многовидовыми сообществами (*Chamerion angustifolium, Angelica gmelinii, Erysimum cheiranthoides*); крутые склоны искусственных и естественных гряд и бугров к водоемам, занятые разреженными группировками термофилов, а также тундровых и приморских растений (*Athyrium cyclosorum, Agrostis scabra, Trisetum spicatum, Angelica gmelinii*); берега мелких ручьев с медленно текущей остывшей водой и травяно-зеленомошным сплошным покровом (*Puccinellia hauptiana, Epilobium palustre*); заснеженные склоны коренных берегов теплых речек с мохово-разнотравными сообществами, сложенными небольшим количеством видов нивального разнотравья (*Epilobium anagallidifolium, E. hornemannii*).

Травяно-зеленомошные ковры, встречающиеся на горячих ключах, очень похожи на сообщества, образующиеся по берегам горных ручьев, текущих от тающих снежников. Мохово-разнотравные сообщества сильно заснеженных склонов по периферии ТУ по составу и структуре идентичны нивальным сообществам, находящимся вне влияния теплых ключей.

В процессе хозяйственного освоения на территории Кукуньских ключей сформировались своеобразные антропогенные экотопы и растительные сообщества. К ним относятся: отгороженная от окружения территория разрушенных теплиц с мощным слоем плодородной почвы, подогреваемым субстратом и группировками сорняков; огороды с плодородной почвой, более слабым обогревом и слабой изоляцией от окружающих экотопов; замусоренные и унавоженные участки около птицефермы с сообществами местных микротермных рудералов; газоны у домов; вытоптанные повышения по берегам теплых бассейнов и ручьев с группировками термофилов, антропохоров и местных рудералов; площадка для стоянки автомобилей с уплотненным и подогретым грунтом и сообществами теплолюбивых рудералов.

Территория ТУ, в пределах которой мы исследовали флору и растительность, имеет форму прямоугольника длиной 200 м (с севера на юг) и шириной 100 м (рис. 2).

Судя по флоре и растительности, влияние ключей вверх по долине, на север, проявляется несильно. Также слабо их влияние на средние и верхние части крутого восточного борта долины и на западную часть долины, где проходит основное русло р. Кукунь. Несомненно, что вода в реке после присоединения теплого ручья становится довольно теплой. Однако ниже места слияния нет характерных растительных сообществ термофилов (возможно, из-за слабо выраженной поймы). На левом,

подгорном берегу реки, сложенном глыбами гранита, под влиянием теплой воды формируются сообщества с *Chamaepericlymenum suecicum, Angelica gmelinii, Chamerion angustifolium.* Слабое влияние воды ключей сказывается довольно далеко, на протяжении около 10 км. Оно выражено в произрастании отдельных особей термо- и галофильных растений в пойменных сообществах и в образовании галофильных сообществ на месте наледи, в 3 км от устья реки.

Объединенная флора ТУ и его окрестностей (в пределах бассейна р. Кукунь) содержит 272 вида (см. список). Она составлена на основании наших сборов (234 вида), списка Б. А. Юрцева и Т. В. Плиевой (181 вид),[2] объединенного списка из публикаций А. П. Хохрякова (51 вид) и сборов В. А. Гаврилюка в коллекции Гербария БИН. В этих списках много одинаковых видов, поэтому в нашей объединенной флоре виды, найденные т о л ь к о одним из коллекторов, обозначены соответствующими буквами: Ю — Б. А. Юрцев, К — А. Е. Катенин, Г — В. А. Гаврилюк, ЮХ — только Б. А. Юрцев и А. П. Хохряков. Только Юрцев нашел в этом районе 33 вида, только Гаврилюк — 1 вид, только наша группа — 82 вида. Строчные буквы после названия вида и перед индексом коллектора обозначают виды: т — произрастающие в окружающих тундрах, у — в термальном урочище, з — заносные. Одна звездочка перед названием вида означает, что его ранее не находили в пределах Крайне-Восточного флористического округа, а две звездочки — что его раньше не находили в тундрах Чукотки.

Названия видов в списке даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) и сводке С. К. Черепанова (1995). Роды в списке расположены по системе Энглера, а виды в пределах родов — по алфавиту.

В список нами не включен вид *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab., указанный А. П. Хохряковым (1979) для окрестностей Кукуньских ключей, но не найденный другими ботаниками и не приведенный для всего северо-востока Чукотского п-ова в «Арктической флоре СССР» (вып. 8 (1), 1980 г.).

Ниже приводится список сосудистых растений территории Кукуньских ключей и их окрестностей.

Polypodiaceae: *Athyrium cyclosorum* (Rupr.) Maxon — у; *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. — т, К.

Equisetaceae: *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — т, у; *E. scirpoides* Michx. — т; *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr. — т, К.

Lycopodiaceae: *Lycopodium alpinum* L. — т, К; *L. annotinum* L. subsp. *pungens* (La Pyl. et Kom.) Hult. — т, К; *L. clavatum* L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Seland. — т; *L. selago* L. subsp. *arcticum* Tolm. — т.

Selaginellaceae: *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron — т, К.

Poaceae: *Agrostis kudoi* Honda — т, у, К; *A. scabra* Willd. — у; **A. stolonifera* L. — у, К; ***Alopecurus arundinacea* (Trin.) Beal. — у, з, К; *A. alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — т, К; *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. — т, у; *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — т, у; *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — т, у, К; *Calamagrostis arctica* Vasey — т; *C. deschampsioides* Trin. — т, у, К; *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. — т; *C. purpurea* (Trin.) Trin. — т, у; *C. tenuis* V. Vassil. — т, К; *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — т, у, К; *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. — т, К; *Dupontia psilosantha* Rupr. — т, у, К; *Elytrigia repens* (L.) Nevski — у, з; *Festuca altaica* Trin. — т; *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. — т, у; ***F. pratensis* Huds. — у, з, К; *F. rubra* L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. — т, К; *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — т; *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. — т, у, К; *L. villosissimus* (Scribn.) Tzvel. — т, К; *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — т, у; *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — т, у, К; *P. arctica* R. Br. — т, у; *P. malacantha* Kom. — т, у; *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — т, у; *P. pratensis* L. — у, К; *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. — т, у; **Trisetum alascanum* Nash. — т, у, К;

---

[2] Б. А. Юрцев любезно разрешил нам использовать в этой статье его неопубликованный список видов.

T. sibiricum Rupr. subsp. *litorale* (Rupr.) Roshev. — т, К; *T. spicatum* (L.) K. Richt. — т, у.

Cyperaceae: *Baeothryon caespitosum* (L.) A. Dietr. — т; *Carex atrofusca* Schkuhr — т, Ю; *C. concolor* R. Br. — т, у; *C. cryptocarpa* C. A. Mey. — у, Г; *C. eleusinoides* Turcz. — т, у; *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — т; *C. glareosa* Wahlenb. — т; *C. holostoma* Drej. — т; *C. lachenalii* Schkuhr — т, у, К; *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev. — т; *C. lugens* H. T. Holm — т, у; *C. membranacea* Hook. — т; *C. misandra* R. Br. — т; *C. nesophila* H. T. Holm — т, у; *C. podocarpa* R. Br. — т; *C. pyrenaica* Wahlenb. subsp. *micropoda* (C. A. Mey.) Hult. — т; *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — т; *C. rotundata* Wahlenb. — т; *C. rupestris* All. — т, Ю; *C. saxatilis* L. — т; *C. scirpoidea* Michx. — т, Ю; *C. vaginata* Tausch. subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. — т, Ю; *C. williamsii* Britt. — т, К; *Eriophorum polystachion* L. — т; *E. russeolum* Fries — т, К; *E. scheuchzeri* Hoppe — т, К; *E. vaginatum* L. — т, К; *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — т; *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. — т, К.

Juncaceae: *Juncus arcticus* Willd. s. str. — т, К; *J. biglumis* L. — т; *J. ambiguus* Guss. var. *ossoraicus* (V. Novikov) V. Novikov — у, К; *J. castaneus* Smith — т. у; *J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. subsp. *borealis* Tolm. — т, К; *J. triglumis* L. — т, К; *Luzula beringensis* Tolm. — т, Ю; *L. confusa* Lindb. — т; *L. multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* Tolm. — т, у; *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — т, у, К; *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. subsp. *melanocarpa* Tolm. — т, К; *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. — т; *L. unalaschkensis* (Buchen.) Satake s. str. — т, у; *L. wahlenbergii* Rupr. — т.

Liliaceae: *Allium schoenoprasum* L. — т, у, К; *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — т, К; *Tofieldia coccinea* Richards. — т, К; *T. pusilla* (Michx.) Pers. — т, Ю; *Veratrum oxysepalum* Turcz. — т.

Salicaceae: *Salix alaxensis* Covil. — т, К; *S. arctica* Pall. s. str. — т, у; *S. chamissonis* Anderss. — т; *S. fuscescens* Anderss. — т, К; *S. phlebophylla* Anderss. — т; *S. polaris* Wahlenb. — т, у; *S. pulchra* Cham. — т, у; *S. reticulata* L. — т, К; *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — т, К; *S. sphenophylla* A. Skvortz. — т.

Betulaceae: *Betula exilis* Sukacz. — т.

Polygonaceae: *Koenigia islandica* L. — т, у; *Oxyria digyna* (L.) Hill. — т; *Polygonum bistorta* L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky — т; *P. convolvulus* L. — у, з; **P. humifusum* Pall. — у, К; *P. tripterocarpum* A. Gray — т; *P. viviparum* L. — т; *Rumex arcticus* Trautv. — т; *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky — т; ***R. longifolius* DC. — у, з, К.

Portulacaceae: *Claytonia acutifolia* Pall. ex Schult. — т; *C. eschscholtzii* Cham. s. str. — т, Ю; *Montia lamprosperma* Cham. — т, у, К.

Caryophyllaceae: *Cerastium* sp. — т, Ю; *Minuartia arctica* (Stev. et Ser.) Graebn. — т; *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — т; *Sagina intermedia* Fenzl — т, у; *Silene acaulis* (L.) Jacq. — т; *S. stenophylla* Ledeb. — т; *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. s. str. — у; *S. ciliatosepala* Trautv. — т; *S. crassifolia* Ehrh. — у; *S. edwardsii* R. Br. — т, Ю; ***S. graminea* L. — у, з, К; *S. humifusa* Rottb. — т, К; *S. media* (L.) Vill. — у, з; *S. monantha* Hult. — т, у; *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. — у, Ю; *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeill — т.

Ranunculaceae: *Aconitum delphinifolium* DC. subsp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult. — т; *Anemone sibirica* L. — т; *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm. — т; *Caltha arctica* R. Br. s. l. — т, К; *Oxygraphis glacialis* (Fisch) Bunge — т, К; *Ranunculus hyperboreus* Rottb. s. str. — т, у, К; *R. hyperboreus* subsp. *arnellii* Scheutz — т, у, К; *R. nivalis* L. — т; *R. pallasii* Schlecht. — т, К; *R. pygmaeus* Wahlenb. — т, у; *R. sulphureus* C. J. Phipps — т, Ю; *Thalictrum alpinum* L. — т.

Papaveraceae: *Papaver macounii* Greene — т, Ю.

Brassicaceae: *Arabis kamtschatica* (Fisch.) Ledeb. — у; *Cardamine bellidifolia* L. — т; *C. digitata* Richards. — т, Ю; *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* Schulz — т, Ю; *C. victoris* N. Busch — т; *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC. s. str. — т, у; *C. groenlandica* L. — т, К; *Draba barbata* Pohle — т, Ю; *D. hirta* L. — т, Ю;

D. juvenilis Kom. — т, Ю; *Ermania parryoides* (Cham.) Botsch. — т, Ю, Х; *Erysimum cheiranthoides* L. — у, К; *Rorippa palustris* (L.) Bess. — у, К.

Crassulaceae: *Rhodiola atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey — т.

Saxifragaceae: *Chrysosplenium tetrandrum* Th. Fries — т, К; *Saxifraga calycina* Sternb. — т; *S. cernua* L. — т, К; *S. firma* Litv. ex A. Los. — т; *S. foliolosa* R. Br. — т, у; *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky — т; *S. hirculus* L. s. l. — т, К; *S. hyperborea* R. Br. — т; *S. nelsoniana* D. Don — т, у; *S. nudicaulis* D. Don — т; *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — т; *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht. — т.

Rosaceae: *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene — т, К; *Comarum palustre* L. — т, К; *Dryas ajanensis* Juz. subsp. *beringensis* Jurtz. — т, у; *D. punctata* Juz. s. str. — т, Ю; *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle — т; *Potentilla* biflora Willd. — т, Ю; *P. elegans* Cham. et Schlecht. — т; *P. fragiformis* Willd. ex Schlecht. — т, Ю; *P. hyparctica* Malte s. str. — т; *P. subvahliana* Jurtz. — т; *P. uniflora* Ledeb. — т, Ю; *P. villosula* Jurtz. — т; *Rubus arcticus* L. — т, у; *R. chamaemorus* L. — т; *R. stellatus* Smith s. str. — т, К; *Sanguisorba officinalis* L. — т, К; *Sibbaldia procumbens* L. — т, у; *Spiraea beauverdiana* Schneid. — т, у.

Fabaceae: *Astragalus tugarinovii* Basil. — т, Ю; *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — т; *Oxytropis borealis* DC. — т, К; *O. czukotica* Jurtz. — т; *O. maydelliana* Trautv. — т, К; *O. mertensiana* Turcz. — т, Ю; ***Trifolium repens* L. — у, з, К.

Empetraceae: *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. — т, у.

Violaceae: *Viola epipsiloides* A. et D. Löve — т, у.

Onagraceae: *Chamerion angustifolium* (L.) Holub — т, у; *C. latifolium* (L.) Holub — т, у; *Epilobium anagallidifolium* Lam. — т, у; *E. hornemannii* Reichenb. — у; *E. palustre* L. — у.

Hippuridaceae: *Hippuris vulgaris* L. — т, К.

Apiaceae: ***Anethum graveolens* L. — у, з, К; *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen. — т, у; *Podistera macounii* (Coult. et Rose) Math. et Const. — т, К.

Cornaceae: *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. — т, у.

Pyrolaceae: *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara — т, К; *Pyrola grandiflora* Radius — т.

Ericaceae: *Andromeda polifolia* L. subsp. *pumila* V. Vinogr. — т; *Arctous alpina* (L.) Nieden. — т; *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — т, К; *Ledum palustre* L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. — т; *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — т, у; *Rhododendron camtschaticum* Pall. — т, у; *R. parvifolium* Adams — т, Ю; *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — т; *V. uliginosum* subsp. *vulcanorum* (Kom.) Jurtz. — т, К; *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — т, у.

Diapensiaceae: *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai — т.

Primulaceae: *Androsace chamaejasme* Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov — т; *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult. — т; *Dodecatheon frigidum* Cham. et Schlecht. — т; *Primula tschuktschorum* Kjellm. s. str. — т, К; *P. borealis* Duby — т, Ю; *P. nutans* Georgi — т, К; *P. eximia* Greene — т; *Trientalis europaea* L. — у, Ю, Х.

Gentianaceae: *Gentiana algida* Pall. — т; *G. glauca* Pall. — т, у; *G. propinqua* Richards. — т, К.

Polemoniaceae: *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — т, у.

Solanaceae: *Solanum tuberosum* L. — у, з.

Scrophulariaceae: *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — т; *Pedicularis capitata* Adams — т; *P. labradorica* Wirsing — т; *P. lanata* Cham. et Schlecht. — т, Ю, Х; *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev. — т; *P. oederi* Vahl — т; *P. pennellii* Hult. — т; *P. sudetica* Willd. subsp. *albolabiata* Hult. — т, Ю; *P. sudetica* subsp. *interioroides* Hult. — т, К; *P. sudetica* subsp. *pacifica* Hult. — т, К.

Lentibulariaceae: *Pinguicula spathulata* Ledeb. — т; *Utricularia minor* L. — т, К; *U. ochroleuca* R. Hartm. — т, К.

Plantaginaceae: *Plantago major* L. — у, К.

Rubiaceae: *Galium brandegei* A. Gray — у.
Caprifoliaceae: *Linnaea borealis* L. — т, Ю.
Valerianaceae: *Valeriana capitata* Pall. ex Link — т.
Asteraceae: *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman — т; *Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel. — т, К; *Arnica frigida* C. A. Mey. ex Iljin — т; *Artemisia arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobk. — т, у; *A. furcata* Bieb. — т; *A. glomerata* Ledeb. — т; *A. tilesii* Ledeb. — т, у; *Hulteniella integrifolia* (Richards.) Tzvel. — т, Ю; *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — т; *Saussurea angustifolia* (Willd.) DC. — т; *S. tilesii* (Ledeb.) Ledeb. — т, К; *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedsch. — т, Ю; *S. congestus* (R. Br.) DC. — т, Ю; *S. kjellmanii* A. E. Porsild — т; *S. resedifolius* Less. — т; *Solidago compacta* Turcz. — т, у; *Taraxacum sibiricum* Dahlst. — т, Ю; *T. alaskanum* Rydb. — т, Ю; *T. zhukovae* Tzvel. — т, Ю; *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. — у; ***Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. — у, з, К.

Вне ТУ произрастают 242 вида, в пределах ТУ — 91 вид, и лишь 61 вид — общие для этих двух локальных флор. Это значит, что флора ТУ включена во флору района Кукуньских ключей на 68 %, а общая флора во флору ТУ — на 25 %. Только вне ТУ — 180 видов, только на территории ТУ — 30 видов. Локальная флора (ЛФ) Кукуньских ключей в целом, за исключением заносных видов ТУ, имеет некоторые особенности, отличающие ее от локальных флор соседних территорий, например от ЛФ окрестностей пос. Лаврентия. Эти особенности заключаются в том, что в некоторых родах в районе ключей отмечено много видов, отсутствующих в окрестностях пос. Лаврентия; (например, в роде *Juncus* в районе ключей отмечено 6 видов, а в пос. Лаврентия — 2; в роде *Stellaria* — 8 и 2 соответственно).

С другой стороны, в ЛФ окрестностей Кукуньских ключей нет или мало видов из некоторых родов, представленных большим количеством видов в ЛФ окрестностей пос. Лаврентия: это роды *Draba, Taraxacum, Puccinellia, Cerastium, Gastrolychnis, Anemone, Astragalus, Eritrichium, Antennaria*.

В окрестностях Кукуньских горячих ключей установлены 2 типа местообитаний, выделяющихся богатством и своеобразием флоры. К первому типу местообитаний относятся полого наклонные к югу террасы на склонах отрогов гор и в троговых долинах, увлажненные многочисленными ручьями, текущими от тающих снежников. Здесь в условиях устойчивого, обильного весной проточного увлажнения эутрофными водами сформированы травяно-моховые группировки с доминированием *Senecio kjellmanii, Pedicularis sudetica, P. oederi, Saxifraga calycina, S. nudicaulis, S. hirculus, Lagotis minor, Cardamine victoris, Utricularia minor, U. ochroleuca, Beckwithia chamissonis, Gentiana glauca, G. algida, Pinguicula spathulata, Minuartia macrocarpa*. Второй тип местообитаний — северо-восточный склон приморской террасы к долине р. Кукунь с оползающим суглинистым переувлажненным грунтом. Только здесь нами встречены *Oxytropis borealis, Sanguisorba officinalis, Oxygraphis glacialis, Juncus arcticus*.

В нашем списке есть 7 видов, ранее не приводившихся для флоры Чукотских тундр. Это заносные и культурные виды: *Anethum graveolens, Lepidotheca suaveolens, Trifolium repens, Stellaria graminea, Rumex longifolium, Festuca pratensis, Alopecurus arundinacea*. Кроме того, 3 аборигенных вида ранее не отмечались в пределах Крайне-Восточного флористического округа: *Agrostis stolonifera, Trisetum alascanum, Polygonum humifusum*. Новые для ЛФ ключей *Utricularia minor* и *U. ochroleuca* указаны Н. Н. Цвелевым (1996) для всех районов Чукотки. Несмотря на то что *Juncus ambiguus* (= *J. ranarius* Song. et Perr. ex Billot) указан для всего Чукотского п-ова (Новиков, 1985), его разновидность *J. ambiguus* var. *ossoraicus* мы считаем новинкой для Кукуньских горячих ключей, так как конкретно для них она ранее не приводилась (Новиков, 1982).

Большинство новых видов найдено нами на территории ТУ, а *Trisetum alascanum* встречен как в ТУ, так и вне его. Виды, отсутствующие в наших сборах и отмеченные во флористическом списке Б. А. Юрцева, — это растения слабо увлажненных и

сухих каменистых горных местообитаний (*Carex vaginata* subsp. *quasivaginata, C. rupestris, Claytonia eschscholtzii, Dryas punctata, Potentilla uniflora* и др.). В этой группе есть также виды, обычно произрастающие на содержащих карбонаты субстратах, — *Potentilla biflora, Hulteniella integrifolia.* Отсутствие этих видов в нашей коллекции можно объяснить тем, что мы не посетили те части горного массива, где представлены такие породы. Многие виды были пропущены нами из-за поздних сроков работы, когда у многих травянистых растений уже отмерли надземные части.

Erysimum pallassii, Pedicularis lanata, Trientalis europaea, встреченные в окрестностях Кукуньских ключей и на ТУ Юрцевым и Хохряковым, не были найдены нами. Последний вид мог быть уничтожен купальщиками, так как он произрастал в сообществах по берегам теплого озера и ручьев. Такая же участь постигла, вероятно, и *Carex cryptocarpa* (собран Гаврилюком в 1962 г. на Кукуньских ключах и не найден позже ни Юрцевым, ни нами). Влиянием деятельности человека можно объяснить тот факт, что мы нашли *Carex pyrenaica* subsp. *micropoda* только вне ТУ, а Хохряков приводит этот вид для зарослей папоротника на хорошо изученных нами склонах берега теплого озера.

Из списка заносных и культурных растений Хохрякова (1979) мы не нашли 20 видов. Растения этой группы произрастали на ТУ только благодаря ежегодным сознательным или случайным заносам семян. Поэтому с прекращением агрономической и животноводческой деятельности на ключах эти виды перестали там произрастать.

Найденные в пределах ТУ виды сосудистых растений (91 вид) можно подразделить на виды, встреченные также и на окружающих тундровых территориях (61 вид) и характерные только для ТУ (30 видов). В первую группу входят виды окрестных тундр, заходящие на территорию ТУ, а также теплолюбивые виды, вышедшие с ТУ на подходящие для них местообитания в окружающих тундрах. В пределы ТУ из окружающих тундр заходят и образуют сообщества растения сухих щебнистых горных местообитаний (*Rhododendron camtschaticum, Dryas ajanensis* и др.), растения умеренно заснеженных нижних частей склонов гор (*Empetrum subholarcticum, Loiseleuria procumbens* и др.), растения сильно заснеженных местообитаний (*Sibbaldia procumbens, Poa paucispicula* и др.), растения увлажненных и слегка заболоченных тундр (*Carex concolor* и др.), растения галечников холодных ручьев (*Carex eleusinoides, Chamerion latifolium* и др.).

На умеренно теплых и слабо засоленных местообитаниях по берегам ручьев или на террасах с рыхлым каменистым грунтом поселяются приморские гало-псаммофиты (*Angelica gmelinii, Cochlearia arctica* и др.). В тепловодных ручьях и лужах и по их берегам поселяются *Ranunculus pygmaeus, R. hyperboreus, Montia lamprosperma, Dupontia psilosantha* и др. На нарушенных местообитаниях с теплым субстратом в местных сообществах поселяются тундровые апофиты *Solidago compacta, Chamerion angustifolium, Artemisia tilesii, Arctagrostis arundinacea* и др.

Только один вид — облигатный термофил — *Puccinellia hauptiana* — выходит за пределы ТУ. Мы нашли его в пойме р. Кукунь в 3—4 км ниже ключей в ивово-злаковом разреженном сообществе (*Salix fuscescens, Calamagrostis deschampsioides*).

Естественный обмен видами между тундровым окружением и экосистемами ТУ активизировался под влиянием деятельности человека. Нарушение растительного покрова и уничтожение термофитных сообществ на ТУ освободили место для поселения не только тундровых рудералов, но и подтолкнуло ряд термофильных видов на расселение по освободившимся местам. Так, *Agrostis scabra* поселился почти во всех сухих теплых местах около огородов, теплиц, домов и местами образовал чистые сообщества, а *Puccinellia hauptiana* — по берегам водоемов.

Влияние деятельности человека на флору и растительность ТУ является многосторонним: это прямое обеднение флоры (предположительно на 3 вида), разрушение термофитных растительных сообществ и внедрение в экосистемы ключей большого количества термофильных культурных и сорных видов из разных районов. Среди 10

новых для Крайне-Восточного округа видов, отмеченных в районе работы, 7 заносных и 3 аборигенных, а среди 30 видов, свойственных только ТУ, 7 являются заносными сорняками и 5 — культурными растениями.

На нарушенных местообитаниях сформировались специфические сообщества местных тундровых апофитов; эти виды внедрились во многие сохранившиеся термофитные сообщества. Некоторые местные термофильные растения тоже заняли места уничтоженных сообществ и внедрились в нарушенные растительные сообщества. Сформировались растительные сообщества из культурных и сорных заносных видов, многие из которых вошли в состав местных растительных сообществ. Длительный срок, прошедший со времени прекращения хозяйственной деятельности на ключах, позволяет нам говорить о натурализации некоторых культурных и сорных видов заносных растений.

Во время работы на Кукуньских ключах нам была оказана большая организационная и техническая помощь начальником топографической службы Чукотского района А. А. Мазуром. Выражаем ему большую признательность. При определении гербария сосудистых растений нам помогли сотрудники БИН РАН Н. Н. Цвелев, Т. В. Егорова, В. В. Петровский и Б. А. Юрцев, за что мы им очень благодарны.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. I—X. М.; Л. 1960—1987.

Крюков Ю. В. Геолого-гидрогеологическая характеристика участка Гильмимлинейских термоминеральных источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 22—40.

Леонтьев В. В. Хозяйство и культура народов Чукотки (1958—1970 гг.). Новосибирск, 1973. 180 с.

Никольский А. П. Горячие ключи района залива Лаврентия и Мечигменской губы // Arctica. Л., 1937. Кн. 5. С. 81—92.

Новиков В. С. Обзор видов рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) на Дальнем Востоке СССР // Нов. сист. высш. раст. Л., 1982. Т. 19. С. 52—61.

Новиков В. С. Сем. *Juncaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—88.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1427—1445.

Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А. К флоре Беринговского побережья Чукотского полуострова // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 58—79.

Хохряков А. П. Сорная и рудеральная флора окрестностей Лоринских горячих источников (Магаданская область, Чукотский р-н) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 444—445.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 398 с.

Цвелев Н. Н. Сем. *Lentibulariaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 260—267.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. 144 с.

Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г. и др. Флористические находки в Чукотской тундре, 1 // Нов. сист. высш. раст. Л., 1973а. Т. 10. С. 283—324.

Юрцев Б. А., Жукова П. Г., Плиева Т. В. и др. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 233—247.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Коробков А. А. Проблемы охраны ботанических объектов в Чукотской тундре // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 245—271.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122.

Юрцев Б. А., Сытин А. К., Секретарева Н. А. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II // Бот. журн. 1973б. Т. 58. № 12. С. 1742—1753.

Katenin A. E. The peculiarities of vegetational zonation of the Chukotka Peninsula // Arctic Research. Advances and prospects. Pt 2. Moscow, 1990. P. 253—255.

Ботанический институт им. В. Л Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 V 1997

SUMMARY

Kukun hot springs are located in the mountain valley near the southern part of Tenkanuy range, in the altitude of 65 m and 10 km from the sea shore. The territory is under the strong influence of the warm water, the thermal locality (TL) covers the area of 100 × 200 m. 272 species of vascular plants are recorded for flora of the TL and surrounding tundras, of which 242 were found outside TL, 91 — within TL. Among the latter 30 were founded only within TL and 61 both within and outside TL. Among the latter the tundra species entering the TL territory dominates. 82 species new for the hot springs area, 7 adventive species new for the Chukotka tundras and 3 aborigenous species new for the Extreme-East floristical district were recorded. The result of the anthropogenic influence on the hot springs area (started from 1965 and ended in 1985—1990) was the disappearance of the unique thermophytic communities from the lake shore and from the banks of the warm brooks. Apparently, that was the reason for disappearance of 3 species (*Carex cryptocarpa, C. pyrenaica* subsp. *micropoda, Trientalis europaea*) from TL territory. The disturbed sites were replaced by the tundra ruderal plants. Considerable part in the vegetation cover acquired the weeds and cultivated species.

УДК 581.526.533 (571.651)

© Б. А. Юрцев

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДЗОНЫ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ПРИЧАУНСКИХ РАЙОНОВ ЧУКОТКИ

B. A. YURTSEV. BOTANICAL-GEOGRAPHIC FEATURES OF THE ARCTIC TUNDRA SUBZONE OF THE CHAUN CHUKOTKA

Охарактеризованы таксономический и географический составы флоры окрестностей полярной станции Валькаркай (южный вариант подзоны арктических тундр) на побережье Восточно-Сибирского моря, состав активных видов, экотопологическая структура флоры, растительность; проведено сравнение с южнее расположенным районом г. Певек (подзона средних гипоарктических тундр, континентальный вариант) и арктическими тундрами побережий о-ва Врангеля. В противовес арктическим тундрам острова, растительный покров окр. Валькаркая, как и тундры мыса Барроу на севере Аляски, представляет гумидный ацидофитный вариант той же подзоны: доминируют осоково-пушицево-сфагновые болота и сырые тундры обедненного состава; пятнистые травяно-кустарничковые тундры плакоротипных экотопов представлены слабо; отсутствует большинство континентальных ксерофитов и криоксерофитов, характерных как для гипоарктических тундр Певека, так и для арктических тундр о-ва Врангеля; выше встречаемость ряда гипоарктических олиготрофных кустарничков (на защищенных щебнистых склонах и галечных террасах). По составу видов арктические тундры Валькаркая представляют резко обедненный дериват полосы гипоарктических тундр Чукотского нагорья, черты позитивного своеобразия почти отсутствуют (в противоположность древним флористически богатым тундрам о-ва Врангеля).

Летом 1994 г. мною вместе с С. С. Холодом были обследованы флора и растительность Чаунской Чукотки в окрестностях полярной станции Валькаркай, в 80 км к северу от г. Певек. Ранее я имел возможность посетить этот участок (совместно с В. В. Петровским и Б. П. Васильковым) 13—14 августа 1964 г. сроком всего около суток; тогда был составлен список (≈110 видов) сосудистых растений, собран гербарий. Уже тогда здесь была выявлена ситуация весьма своеобразной гумидной арктической тундры — с широким распространением тундровых болот без гипоарктических кустарничков, что составляло резкий контраст с арктическими тундрами о-ва Врангеля, но во многом напоминало арктические тундры северного побережья Центральной Чукотки (мыс Биллингса, мыс Шмидта) и северного выступа побережья Аляски (мыс Барроу, окр. залива Прудо-Бэй). Детально изученных участков подобной арктической тундры у нас очень мало: только названные участки. Но в районе мыса Шмидта преобладают основные горные породы — габброиды (а не кислые, как в районе Валькаркая), мыс Биллинга же расположен на морской косе. Поэтому была поставлена цель разносторонне изучить флору и растительность данного гумидного варианта арктической тундры для сравнения с побережьями о-ва Врангеля, по которым накоплены обширные материалы многолетних исследований (Петровский, 1985; Юрцев, 1987а; Арктические тундры..., 1994).

С 23 июля по 25 августа 1994 г. нами была обследована территория полукруга радиусом 6—8 км с центром — полярной станцией на берегу Восточно-Сибирского моря, у начала морской косы. С. С. Холод (1996) основное внимание уделил детальному описанию некоторых типов структуры растительного покрова, в особенности растительности шлейфов склонов низких сопок: эти шлейфы доминируют в ландшафте.

В связи с оценкой зональной ситуации на данном участке открытого побережья Чаунской Чукотки передо мной стояли следующие задачи: 1) детально изучить состав флоры сосудистых растений; 2) описать (аннотировать) эколого-ценотическое распределение и внутриландшафтную активность видов; 3) выявить основные виды и классы экотопов, охарактеризовать их растительность, изучить их парциальные флоры; 4) выделить флороценотические комплексы (ФЦК) классов экотопов.

Рельеф, литология

Рельеф обследованного участка горно-равнинный. Он ограничен с юга массивным низкогорным водоразделом, ориентированным с востока-юго-востока на запад-северо-запад и являющимся северо-западным отрогом Чукотского нагорья с отдельными поднятиями, превышающими 800 м над ур. м., и более низкими северными отрогами (более 200 м над ур. м.), доходящими до берега моря. Некоторые из них вполне обособлены от гребня водораздела, представляя собой глыбовые поднятия: сопки Заозерная (182 м над ур. м.) и Янрынман (164 м над ур. м.). Восточная сопка — гора Эргывеем (242 м над ур. м.) и западная — г. Янрынман — круто обрываются к морю. В остальном же межгорная котловина, ограниченная низкими сопками, имеет форму амфитеатра. Она образована обширными шлейфами, тянущимися от нивального уступа (юма) под плоской вершиной, обычно с крупным снежником; хорошо выражена система нивальных террас в привершинной части.

В пределах межгорной котловины есть несколько речных долин, из которых наибольшая (долина р. Эргывеем шириной почти 1 км) имеет хорошо развитую галечную пойму (с таликом) и галечные террасы.

Доминируют выходы кислых осадочных и метаморфических пород верхнего триаса (карнийский ярус): глинистые сланцы, алевролиты, роговики, на водораздельном гребне — граниты (последнее отразилось и на составе валунно-галечной поймы р. Эргывеем). Хорошо развиты морские косы, озера лиманного происхождения. В низовьях р. Кеныльхвеем (на перемычке, отделяющей ее от моря) имеется сильно обводненная низина с полигональными болотами, байджарахами, водотоками, термокарстовыми озерами.

Климат

Климат полярной станции Валькаркай можно охарактеризовать временны́м рядом метеорологических наблюдений с 1952 г. Нами выписаны и проанализированы данные по средним температурам и осадкам летних месяцев за 17 лет, включая 3 года (1991—1993 гг.) с аномально теплым летом. С учетом этих лет средняя температура июля в Валькаркае +3.2 °С, т. е. холоднее, чем в бухте Сомнительной на о-ве Врангеля (3.6°). Если же исключить эти 3 года (не попавшие во временны́е ряды метеоданных, доступные для других полярных станций), то средняя температура июля за 11 лет составляет +2.6 °С, т. е. почти как в бухте Роджерс на о-ве Врангеля (+2.4°). В Певеке средняя июльская температура — +7.6°. Для сравнения приведу средние температуры июля для ряда других пунктов подзоны арктических тундр: о-в Четырехстолбовой составляет +2.1°, бухта Роджерса — +2.4, мыс Биллингса — +2.7, мыс Стерлегова — +3.1, бухта Сомнительная (пос. Звездный) — +3.6, мыс Шмидта — +3.8, бухта Марии Прончищевой — +4.0 °С.

Средняя температура июня в Валькаркае составляет +1.4° (за вычетом 3 аномально-теплых лет — +1.1), августа — +2.8 (+2.4).

Таким образом, по летним температурам Валькаркай приближается к весьма холодным вариантам арктических тундр Сибири и Дальнего Востока. При северных ветрах, доминирующих в летнее время, преобладают дневные температуры ≈0.5—2°; но при прорывах южного ветра («южака») из континентальных районов Чаунской Чукотки и Анюйского нагорья воздух разогревается за 1—3 дня до 15° и выше. Конечно, все это лишь эпизоды на фоне устойчиво холодного лета, однако они могут

существенно влиять на фенологию растений, ускоряя наступление и прохождение фенофаз.

Горный водораздел в 10—15 км к югу является и климаторазделом, однако и севернее его хорошо прослеживается градиент температур в дневные часы, вызванный тем, что морской туман нередко быстро рассеивается над межгорной котловиной, подчас упираясь в макушки береговых сопок. Плотные морские туманы — постоянное явление. Среднее количество осадков за год — 277 мм, меньше их выпадает лишь на о-ве Четырехстолбовом (211 мм) и в пос. Ушаковском на о-ве Врангеля (228 мм), несколько больше — на мысе Амбарчик (северные гипоарктические тундры, 287 мм), заметно больше на мысе Биллингса (310 мм), мысе Шмидта (332—336 мм, из разных источников), о-ве Белом на Ямале (316 мм), мысе Стерлегова (334 мм), мысе Ванкарем (351 мм), о-ве Колючин (377 мм), Харасавее на Ямале (384 мм); Ванкарем и Колючин расположены в подзоне северных гипоарктических тундр в узком смысле. В Певеке (подзона средних гипоарктических тундр) выпадает 297—305 мм осадков по разным источникам (последняя цифра — с поправкой на выдувание из снегомера). За теплый период на Валькаркае выпадает 88 мм осадков (как и на мысе Стерлегова), на Ушаковском — 84 мм, тогда как на мысе Шмидта — 131 мм, о-ве Белом — 127 мм, Харасавее — 196 мм.

По летним месяцам осадки на Валькаркае распределяются так: июнь — 19 мм, июль — 40 , август — 49 мм.

Средняя глубина снега здесь (в прибрежной полосе) в апреле 32—33 мм (максимальная отметка 56—57 см) при плотности 0.4—0.36 (в Ушаковском глубина снега — 20 см, плотность — 0.4—0.45).

Флора

Нам удалось увеличить список сосудистых растений Валькаркая со 109 до 199 видов и подвидов, т. е. почти вдвое. Соседняя (более южная) флора Певека из подзоны средних гипоарктических тундр (при значительно большей длительности изучения многими коллекторами) в полтора раза богаче: с включением Валькумея и Апапельхино она насчитывает 289 видов и подвидов, а с включением и о-ва Раутан (в 6 км от Певека) — 310. Данные о составе обеих локальных флор представлены в нижеследующем списке.

Видовой состав сосудистых растений локальных флор окрестностей г. Певек и полярной станции Валькаркай

Принятые сокращения: **П** — Певек, **В** — Валькаркай.

Названия видов даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с уточнениями по: Юрцев и др. (1979) и новейшим источникам.

Названия видов приводятся в подбор, абзацы соответствуют семействам в широком понимании, принятом в «Арктической флоре СССР».

Флора Певека охарактеризована по сборам автора (1964—1968, 1973—1974, 1980—1985 гг.) и его коллег В. В. Петровского, А. А. Коробкова, В. Ф. Шамурина, Т. Г. Полозовой, С. А. Баландина и др.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. — **П.**

Eqisetum scirpoides Michx. — **П**; *E. arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — **П, В.**

Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — **П, В.**

Selaginella rupestris (L.) Spring. — **П, В.**

Sparganium hyperboreum Last. — **П.**

Potamogeton sibiricus A. Benn. — **П.**

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — **П, В**; *H. pauciflora* R. Br. — **П, В**; *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurts. — **П, В**; *Arctagrostis latifolia*

(R. Br.) Griseb. — П, В; *A. arundinacea* (Trin.) Beal — П, В; *Agrostis kudoi* Honda — П, В; *Calamagrostis purpurascens* R. Br. — П; *C. deschampsioides* Trin. — П, В; *C. kolymensis* Kom. — П, В; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matusk. — П; *C. holmii* Lange — П, В; *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. — П, В; *C. purpurea* (Trin.) Trin. s. l. — П; *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — П; *Trisetum sibiricum* Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. — П; *T. spicatum* (L.) K. Richt. — П, В; *Koeleria asiatica* Domin — П; *Poa malacantha* Kom. — П, В; *P. arctica* R. Br. — П, В; *P. tolmatchewii* Roshev. — В; *P. alpigena* (Blytt) Lindm subsp. *alpigena* — П, В; *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — П, В; *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — П, В; *P. pseudoabbreviata* Roshev. — П, В; *P. glauca* Vahl — П, В; *P. arctostepporum* Jurtz. et Probat. (?*P. botryoides* auct.) — П; *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — П, В; *Dupontia psilosantha* Rupr. — П, В; *D. fisheri* R. Br. — П, В; ×*Arctodupontia scleroclada* (Rupr.) Tzvel. — В; *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — П, В; *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. — П, В; *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath. — П, В; *P. borealis* Swall. — П; *P. tenella* (Lange) Holmb. — П, В; *Festuca altaica* Trin. — П; *F. rubra* L. subsp. *rubra* — П; *F. rubra* subsp. *arctica* (Hack.) Govor. — П; *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. — П, В; *F. auriculata* Drob. — П; *F. lenensis* Drob. — П; *Bromus pumpellianus* Scribn. subsp. *pumpellianus* — П; *B. ornans* Kom. — П; *Leymus villosissimus* (Scribn.) Tzvel. — П, В; *L. interior* (Hult.) Tzvel. — П, В; *Hordeum jubatum* L. — П.

Eriophorum polystachion L. — П, В; *E. triste* (Th. Fries), Hadač et A. Löve — В; *E. russeolum* Fries subsp. *russeolum* — П, В; *E. russeolum* subsp. *leiocarpum* Novoselova (*E. medium* auct.) — П, В; *E. scheuchzeri* Hoppe — П, В; *E. callitrix* Cham. ex C. A. Mey. — П; *E. vaginatum* L. — П, В; *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — П, В; *Carex obtusata* Liljebl. — П; *C. rupestris* All. — П, В; *C. chordorrhiza* Ehrh. — П; *C. glareosa* Wahlenb. — П, В; *C. ursina* Dew. — П, В; *C. lachenalii* Schkuhr. — П, В; *C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. — П, В; *C. lugens* H. T. Holm — П, В; *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth — П; *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem. — П, В; *C. ramenskii* Kom. s. l. — В; *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — П; *C. misandra* R. Br. — П, В; *C. norvegica* Retz. — П; *C. podocarpa* R. Br. — П, В; *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. — П; *C. williamsii* Britt. — П, В; *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — П; *C. rotundata* Wahlenb. — П; *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — П, В.

Juncus biglumis L. — П, В; *J. castaneus* Smith — П; *Luzula wahlenbergii* Rupr. — П, В; *L. confusa* Lindeb. — П, В; *L. beringensis* Tolm. — В; *L. unalaschkensis* (Buchen.) Satake — П; *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — П, В; *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. — П; *L. multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* Tolm. — П.

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. — П; *T. coccinea* Richards — П; *Veratrum oxysepalum* Turcz. — П; *Allium strictum* Schard. — П; *A. schoenoprasum* L. — П; *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — П, В.

Salix reticulata L. — П, В; *S. polaris* Wahlenb. — П, В; *S. phlebophylla* Anderss. — П, В; *S. sphenophylla* A. Skv. — П, В; *S. fuscescens* Anderss. — П, В; *S. glauca* L. subsp. *glauca* — П; *S. tschuktschorum* A. Skv. — П, В; *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — П, В; *S. hastata* L. — П; *S. pulchra* Cham. — П, В; *S. anadyrensis* Flod. — П; *S. krylovii* E. Wolf — П, В; *S. alaxensis* Covil. — П.

Betula exilis Sukacz. — П, В; *Alnus fruticosa* Rupr. — П.

Oxyria digyna (L.) Hill. — П, В; *Rumex graminifolius* Lamb. s. l. — П, В; *R. arcticus* Trautv. — П, В; *Koenigia islandica* L. — В; *Polygonum humifusum* Merk ex C. Koch — П; *P. ocreatum* L. — П; *P. tripterocarpum* A. Gray — П, В; *P. viviparum* L. — П, В; *P. bistorta* L. subsp. *plumosum* (Small) Hult. — П, В.

Monolepis asiatica Fisch. et C. A. Mey. — П; *Atriplex gmelinii* C. A. Mey. — П; *Suaeda arctica* Jurtz. et Petrovsky — П.

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — П, В; *Montia lamprosperma* Cham. — П.

Stellaria peduncularis Bunge — В; *S. edwardsii* R. Br. — В; *S. ciliatosepala* Tra-

utv. — **П, В**; *S. monantha* Hult. — **В**; *S. fischeriana* Ser. — **В**; *S. humifusa* Rottb. — **П, В**; *S. crassifolia* Ehrh. — **П, В**; *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum* — **П, В**; *C. beeringianum* subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. — **П, В**; *C. maximum* L. — **П, В**; *Sagina intermedia* Fenzl — **П, В**; *Minuartia verna* (L.) Hiern. — **П**; *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern. — **П, В**; *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — **П, В**; *Minuartia arctica* (Stev. et Ser.) Graebn. — **П**; *M. obtusiloba* (Rydb.) House — **П, В**; *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. — **П, В**; *Honkenya diffusa* (Hornem.) A. et D. Löve — **П, В**; *Arenaria tschuktschorum* Regel — **П**; *Silene stenophylla* Ledeb. — **П**; *S. repens* Patrin — **П**; *Gastrolychnis affinis* (J. Vahl) Tolm. et Kozhan. — **П, В**; *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. — **П, В**; *Dianthus repens* Willd. — **П**.

Caltha arctica R. Br. subsp. *arctica* — **П, В**; *C. caespitosa* Schipcz. — **В**; *Delphinium middendorffii* Trautv. — **П**; *Aconitum productum* Reichenb. — **П, В**; *Anemone richardsonii* Hook. — **П**; *A. sibirica* L. — **П, В**; *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz. — **П**; *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm. — **В**; *Ranunculus pallasii* Schlecht. — **П, В**; *R. gmelinii* DC. — **П, В**; *R. hyperboreus* Rottb. subsp. *hyperboreus* — **П, В**; *R. tricrenatus* (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky — **П, В**; *R. pygmaeus* Wahlenb. — **П, В**; *R. nivalis* L. — **П, В**; *R. sulphureus* C. J. Phipps — **В**; *R. grayi* Britt. — **П**; *R. affinis* R. Br. — **П**; *R. turneri* Greene subsp. *turneri* — **В**; *Thalictrum alpinum* L. — **П**.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — **П, В**; *P. lapponicum* subsp. *porsildii* Knaben — **В**; *P. schamurinii* Petrovsky — **В**; *P. radicatum* Rottb. subsp. *occidentale* Lundstr. — **В**; *P. detritophilum* Petrovsky — **В**; *P. pulvinatum* Tolm. subsp. *pulvinatum* — **П**.

Corydalis sibirica (L. fil.) Pers. — **П**.

Eutrema edwardsii R. Br. — **В**; *Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz — **П, В**; *Ermania parryoides* (Cham.) Botsch. — **В**; *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — **П, В**; *Cardamine bellidifolia* L. — **П, В**; *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — **П, В**; *Arabis umbrosa* Turcz. — **П**; *Parrya nudicaulis* (L.) Regel subsp. *nudicaulis* — **П, В**; *Draba pauciflora* R. Br. — **В**; *D. pseudopilosa* Pohle — **П, В**; *D. nivalis* Liljebl. — **П, В**; *D. chamissonis* G. Don fil. — **В**; *D. cinirea* Adams — **П**; *D. parvisiliquosa* Tolm. — **П**; *D. hirta* L. s. l. — **П, В**; *D. juvenilis* Kom. — **П, В**; *Cochlearia groenlandica* L. — **П, В**; *C. arctica* Schlecht. — **П**.

Rhodiola rosea L. — **П**; *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey. — **В**.

Saxifraga hirculus L. — **П, В**; *S. firma* Litv. ex A. Los. — **П, В**; *S. nelsoniana* D. Don — **П, В**; *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — **П, В**; *S. hieracifolia* Waldst. et Kitag. subsp. *hieracifolia* — **П, В**; *S. nivalis* L. — **П, В**; *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith — **П, В**; *S. foliolosa* R. Br. — **П, В**; *S. radiata* Small — **П**; *S. cernua* L. — **П, В**; *S. hyperborea* R. Br. — **П, В**; *S. arctolitoralis* Jurtz. et Petrovsky — **В**; *S. caespitosa* L. — **В**; *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund.) Th. Fries — **П**.

Spiraea beauverdiana Schneid. — **П**; *Rubus chamaemorus* L. — **П**; *R. arcticus* L. — **П**; *Comarum palustre* L. — **П**; *Potentilla anachoretica* Sojàk. — **П**; *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — **П**; *P. nivea* L. apud Juz. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — **П**; *P. tomentulosa* Jurtz. — **П**; *P. arenosa* (Turcz.) Juz. — **П**; *P. tikhomirovii* Jurtz. — **П**; *P. uniflora* Ledeb. — **П, В**; *P. gorodkovii* Jurtz. — **П, В**; *P. stipularis* L. — **П**; *P. elegans* Cham. et Schlecht. — **П, В**; *P. hyparctica* Malte subsp. *hyparctica* — **П, В**; *P. hyparctica* subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — **В**; *P. pulviniformis* Khokhr. — **В**; *P. egedii* Wormsk. — **П**; *Dryas punctata* Juz. subsp. *punctata* — **П, В**; *D. incisa* Juz. — **П**; *D. punctata* × *D. incisa* — **П**; *Sanguisorba officinalis* L. — **П**; *Rosa acicularis* Lindl. — **П**.

Astragalus alpinus L. subsp. *alpinus* — **П, В**; *A. kolymensis* Jurtz. — **П**; *Oxytropis czukotica* Jurtz. — **П, В**; *O. vassilczenkoi* Jurtz. subsp. *substepposa* Jurtz. — **П**; *O. maydelliana* Trautv. subsp. *maydelliana* — **П, В**; *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — **П, В**.

Callitriche palustris L. — **П**.

Chamerion angustifolium (L.) Holub — **П, В**; *C. latifolium* (L.) Holub — **П, В**; *Epilobium palustre* L. — **П.**

Hippuris vulgaris L. — **П**; *H. tetraphylla* L. fil. — **П**; *H. lanceolata* Retz. — **П, В.**

Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk. — **П**; *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. — **П.**

Pyrola incarnata (DC.) Freyn — **В**; *P. grandiflora* Radius — **П, В**; *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara — **П.**

Ledum palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. — **П, В**; *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — **П**; *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — **П, В**; *Andromeda polifolia* L. subsp. *pumila* V. Vinogr. — **П**; *Arctous erythrocarpa* Small — **П**; *A. alpina* (L.) Nied. — **П**; *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — **П, В**; *V. uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — **П, В.**

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — **П, В.**

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — **П, В.**

Primula borealis Duby — **П**; *Androsace ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult. — **П, В**; *A. chamaejasme* Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov — **П, В**; *A. septentrionalis* L. — **П.**

Armeria scabra Pall. ex Roem. et Schult. — **П.**

Gentiana algida Pall. — **В**; *G. glauca* Pall. — **В.**

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — **П**; *P. boreale* Adams — **П.**

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *villosum* — **В**; *E. aretioides* (Cham.) DC. var. *aretioides* — **В**; *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky — **П, В**; *E. sericeum* (Lehm.) DC. subsp. *sericeum* — **П**; *Myosotis asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg. — **П**; *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray — **П, В.**

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. — **П**; *Thymus oxyodontus* Klok. — **П.**

Lagotis minor (Willd.) Standl. — **П, В**; *Castilleja elegans* Malte — **П**; *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. — **П**; *P. lapponica* L. — **П, В**; *P. labradorica* Wirsing — **П**; *P. amoena* Adams ex Stev. — **П**; *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev. — **П, В**; *P. alopecuroides* Stev. ex Spreng. — **П, В**; *P. oederi* Vahl — **В**; *P. sudetica* Willd. subsp. *interioroides* Hult. — **П, В**; *P. sudetica* subsp. *albolabiata* Hult. — **П, В.**

Galium boreale L. — **П**; *G. densiflorum* Ledeb. — **П.**

Linnaea borealis L. — **П.**

Valeriana capitata Pall. ex Link — **П, В.**

Aster alpinus L. s. l. — **П**; *Antennaria villifera* Boriss. — **П**; *A. friesiana* (Trautv.) Ekman — **П, В**; *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. — **П, В**; *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip. — **П**; *Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel. — **П**; *Artemisia tilesii* Ledeb. — **П, В**; *A. arctisibirica* Korobkov — **П**; *A. arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — **П, В**; *A. furcata* Bieb. — **П, В**; *A. glomerata* Ledeb. — **П, В**; *A. kruhsiana* Bess. subsp. *kruhsiana* — **П**; *A. borealis* Pall. subsp. *borealis* — **П, В**; *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — **П, В**; *N. glacialis* Ledeb. — **П, В**; *Arnica frigida* C. A. Mey. ex Iljin — **П**; *A. iljinii* (Maguire) Iljin — **П**; *Senecio congestus* (R. Br.) DC. — **П, В**; *S. resedifolius* Less. — **П, В**; *S. tundricola* Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov — **П, В**; *S. atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. — **П, В**; *Saussurea nuda* Ledeb. — **П**; *S. tilesii* (Ledeb.) Ledeb. — **П, В**; *Taraxacum macilentum* Dahlst. — **П**; *T. lateritium* Dahlst. — **П, В**; *T. korjakorum* Charkev. et Tzvel. — **П, В**; *T. czaunense* Jurtz. et Tzvel. — **П, В**; *T. sibiricum* Dahlst. — **П, В**; *T. sibiricum* var. *involutum* Jurtz. — **В**; *T. pseudoalaskanum* Jurtz. — **В**; *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst. — **В**; *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. — **П, В**; *C. nana* Richards. — **П, В.**

В дополнение приведу список видов, найденных на о-ве Бол. Раутан в Чаунской губе, удаленном всего на 6 км от пос. Певек, но не встреченных на материковом побережье. Они относятся к самостоятельной конкретной флоре (фрагмента песчаной террасы, генетически сходной с более северным островом Айон), но могут быть включены в локальную флору Певека (Юрцев, 1987б).

ТАБЛИЦА 1

Соотношение широтных элементов в локальных флорах Певека и Валькаркая

Локальные флоры	Широтные фракции и геоэлементы										
	Криофитная				Гемикриофитная			Некриофитная			Итого
	А	МА	АА	всего	ГА	ГАМ	всего	АБ	Б	всего	
Певек	27 / 9.3	58 / 20.1	53 / 18.3	138 / 47.7	47 / 16.3	46 / 15.9	93 / 32.2	51 / 17.6	7 / 2.4	58 / 20.1	289 / 100
Валькаркай	30 / 15.1	55 / 27.6	49 / 24.6	134 / 67.3	28 / 14.1	19 / 9.5	47 / 23.6	18 / 9.1	0 / 0	18 / 9.1	199 / 100

Примечание. Геоэлементы: А — арктический, АА — арктоальпийский, АБ — арктобореальный. Б — бореальный, ГА — гипоарктический, ГАМ — гипоарктомонтанный, МА — метаарктический (система элементов дана по: Юрцев и др., 1979). Над чертой — абсолютное число видов, под чертой — % от флоры.

Festuca kolymensis Drob., *Carex supina* Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult., *Juncus leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. subsp. *borealis* (Tolm.) V. Novikov, *Salix nummularia* Anderss., *Gastrolychnis ostenfeldii* (Porsild) Petrovsky, *Cerastium arvense* L., *Lychnis sibirica* L. subsp. *samojedorum* Sambuk, *Arabis kamtschatica* (Fisch.) Ledeb., *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch., *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht., *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz. subsp. *vassilczenkoi*, *Lathyrus japonicus* Willd. subsp. *pubescens* Korobkov, *Plantago canescens* Adams subsp. *jurtzevii* Tzvel., *Gentiana tenella* Rottb., *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Senecio frigidus* (Richards.) Less., *Erigeron humilis* J. Grah.

4 вида, пока отмеченные в районе Певека лишь с о-ва Бол. Раутан, найдены и на Валькаркае: *Saxifraga arctolitoralis*, *Stellaria peduncularis*, *S. edwardsii*, *S. fischeriana*.

Тем не менее включение конкретной флоры (КФ) Бол. Раутана в локальную флору (ЛФ) Певека при флористическом сравнении последней с ЛФ Валькаркая понижает меру сходства, так как увеличивает разность богатства флор на 17 видов, уменьшая всего на 4.

Помимо общего обеднения флоры на арктическом побережье (по сравнению с таковой Певека), заметно изменяется и ее зональная структура (табл. 1); доля криофитов (растений холодных безлесных областей и поясов гор) повышается с менее 1/2 (47.7 %) до свыше 2/3 (67.3 %), причем особенно резко (почти вдвое) возрастает доля арктических видов (с 9.3 до 15.1 %, в абсолютных величинах — с 27 до 30 видов). Впрочем, на 1-м месте в обеих флорах — метаарктические виды, на 2-м — арктоальпийские и лишь на 3-м месте (с большим отрывом) — арктические.

Во флоре бухты Сомнительной (северный вариант той же подзоны, южное побережье о-ва Врангеля) (Юрцев, Петровский, 1994) доля криофитов достигает уже 75.5 % (3/4 флоры), но арктические виды здесь на 1-м месте (≈33 %), им немногим уступают метаарктические (27.4 %) и лишь на 3-м (с отрывом) — арктоальпийские (15.2 %).

Таким образом, по доле криофитов (ДК) ЛФ Валькаркая находится у нижнего предела высококриофитных флор (ДК > 65 %), ЛФ Певека — среднекриофитная (ДК = 50 % + 15 %), умеренно-арктическая (Юрцев, 1981).

Доля гемикриофитов (гипоарктических и гипоаркто-монтанных видов) в Певеке составляет 32.2 % (≈1/3), в Валькаркае — 23.6 (≈1/4), в ЛФ Сомнительной — 16.7 % (≈1/6). Доля некриофитов (арктобореальных и бореальных видов) в Певеке — 20.1 % (≈1/5), в Валькаркае — 9.1 (≈1/10), в Сомнительной — 7.6 %. При этом арктобореальные виды резко преобладают над собственно бореальными даже в Певеке, в Валькаркае же последние вообще не найдены.

36 видов ЛФ Валькаркая (18.1 % — несимметричная мера различия) не найдены в Певеке. 126 видов ЛФ Певека не найдены в Валькаркае (43.6 %). 168 видов — общие для обеих флор (50.2 %, мера сходства Жаккара). Мера включения флоры Валькаркая в Певекскую — 81.9 % (она же — мера сходства Симпсона), Певекской в Валькаркайскую — 56.4 %; мера сходства Съеренсена—Чекановского — 66.8 %. При объединении флор Певека и о-ва Бол. Раутан (310 видов) разность объединенной ЛФ с флорой Валькаркая возрастает до 143 видов, мера сходства Съеренсена—Чекановского понизится до 65.6 %.

Среди 32 видов, найденных лишь на Валькаркае, примечательно присутствие шельфово-арктических элементов: 3 видов маков (*Papaver lapponicum* subsp. *porsildii*, свойственный лишь подзоне арктических тундр, по крайней мере в российской Арктике; *P. schamurinii*, *P. radicatum*), *Ranunculus turneri* s. str., *Caltha caespitosa*, *Saxifraga arctolitoralis*, *Taraxacum arcticum*, отчасти — *Draba pauciflora*, *Eriophorum triste*.

В противовес локальным флорам о-ва Врангеля с их строго выраженным арктическим позитивным своеобразием последнее очень слабо проявляется в составе ЛФ Валькаркая, в которой сильнее выражены негативные отличия от более южных тундровых флор; они проявляются в первую очередь в снижении числа и доли гипоарктических (с 93 видов до 47, т. е. почти вдвое) и видов бореальных в широком смысле (с 58 до 18, все — с арктобореальным распространением) (табл. 1).

Наконец, часть видов, отличающих ЛФ Валькаркая от Певекской, широко распространены на Чукотском нагорье, но отсутствуют на Певекском п-ове — изолированном горном массиве. Таковы *Luzula beringensis*, *Koenigia islandica*, *Stellaria fischeriana*, *Ranunculus sulphureus*, *Beckwithia chamissonis*, *Papaver detritophilum*, *Draba chamissonis*, *Ermania parryoides*, *Eutrema edwardsii*, *Saxifraga caespitosa*, *Potentilla pulviniformis*, *Eritrichium aretioides*, *E. villosum*, *Gentiana glauca*, *G. algida*.

В целом же флора Валькаркая — подзонально-арктическая обедненная модификация горнотундровой флоры материковой Чукотки, в основном принадлежащей полосе гипоарктических тундр и умеренно-арктических флор. Это наглядно проявляется, например, в составе видов *Eritrichium*: *E. villosum* s. str., *E. tschuktschorum* (эндемик Чукотки), *E. aretioides* s. str. (амфиберингийский). Все они отсутствуют на о-ве Врангеля, где встречается лишь арктическая «шельфовая» раса горностепного восточносибирского *E. sericeum* (в Певеке — типовая раса (Петровский, 1980)). Флора о-ва Врангеля и по составу, и по зональной структуре — исконно арктическая, о чем подробнее будет сказано далее.

Сравнение состава семейств и родов ЛФ Певека и ЛФ Валькаркая выявляет отсутствие целого ряда надвидовых таксонов в более северной ЛФ, что отчасти объяснимо низкой теплообеспеченностью лета, отчасти — резким снижением континентальности климата (многие криоксерофильные виды на о-ве Врангеля встречены при столь же низких летних температурах) и, частично, случайными причинами. Так, в ЛФ Валькаркай отсутствуют папоротники, *Sparganiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fumariaceae*, *Umbelliferae*, *Callitrichaceae*, *Polemoniaceae*, *Plumbaginaceae*, *Labiatae* (2 рода), *Rubiaceae*, *Caprifoliaceae* (*Linnaea*) и еще 34 рода из семейств *Liliaceae* (3 рода), *Gramineae* (5), *Betulaceae* (1), *Caryophyllaceae* (3), *Ranunculaceae* (3), *Cruciferae* (2), *Saxifragaceae* (1), *Rosaceae* (5), *Onagraceae* (1), *Pyrolaceae* (1), *Ericaceae* (3), *Primulaceae* (1), *Boraginaceae* (1), *Scrophulariaceae* (1), *Compositae* (3). В ЛФ Певека отсутствуют *Gentianaceae*, роды ×*Arctodupondia*, *Koenigia*, *Beckwithia*, *Eutrema*, *Ermania*.

Долготно-географическая структура сравниваемых локальных флор показана в табл. 2. Долготные географические элементы объединены в 5 фракций, отражающих долготную ориентацию ареалов относительно Берингова пролива (Юрцев и др., 1979; Юрцев, Петровский, 1994). В одной из прежних публикаций (Юрцев и др., 1994) выявлены особенности долготно-географической структуры ряда крайневосточных локальных флор Чукотки относительно западночукотских локальных флор из тундровой части Анюйского нагорья (по данным Т. М. Заславской (1982)). Наши 2

ТАБЛИЦА 2

Соотношение долготных элементов в ЛФ Певека и ЛФ Валькаркая

Долготные фракции и элементы флоры	Число видов элемента в ЛФ			
	Певек		Валькаркай	
	абсолютное	% от числа видов ЛФ	абсолютное	% от числа видов ЛФ
I. Панарктическая фракция	**107**	**37.0**	**81**	**40.7**
Циркумполярный элемент	104	36.0	81	40.7
Амфиокеанический элемент	3	1.0	0	0
II. Амфиберингийская фракция	**73**	**25.3**	**54**	**27.1**
Чукотско-западноамериканский элемент	17	5.9	18	9.0
Восточносибирско-западноамериканский элемент	35	12.1	23	11.6
Сибирско-американский элемент	21	7.3	13	6.5
III. Собственно азиатская фракция	**51**	**17.6**	**34**	**17.1**
Евразиатский элемент	9	3.1	7	3.5
Сибирский элемент	12	4.1	5	2.5
Восточносибирский элемент	19	6.6	12	6.0
Чукотский элемент	11	3.8	10	5.0
IV. Преимущественно азиатская фракция	**41**	**14.2**	**21**	**10.6**
Сибирско-западноамериканский элемент	21	7.3	12	6.0
Евразиатско-западноамериканский элемент	20	6.9	9	4.5
V. Преимущественно американская фракция	**17**	**5.9**	**9**	**4.5**
Чукотско-американский элемент	3	1.0	4	2.0
Восточносибирско-американский элемент	9	3.1	4	2.0
Чукотско-американско-западноевразиатский элемент	5	1.8	1	0.5
Всего в локальной флоре	289	100	199	100

локальные флоры принадлежат к восточной части Западночукотского округа, анюйские — к западной и центральной, со спектром от приморских пунктов (подзона северных гипоарктических тундр) до горных континентальных.

По основным соотношениям элементов обе наши локальные флоры примыкают к западночукотским анюйским; 1) доля видов в I фракции (в основном циркумполярных) в них более чем в 1.5 раза превышает таковую амфиберингийских видов (II фракция), причем, как и западнее, северная приморская ЛФ включает в себя более 40 % циркумполярных видов (ЛФ Певек — 36 %); 2) собственно азиатская фракция существенно богаче преимущественно азиатской и в 3—4 раза — преимущественно американской. В локальных флорах востока Чукотского п-ова амфиберингийская фракция в общем равнозначна циркумполярной, а преимущественно американские виды представлены богаче, чем преимущественно азиатские, а иногда и собственно азиатские. Доля амфиберингийских видов в наших локальных флорах несколько выше таковой в североанюйских, где она составляет (17.1)20.4—26.6 %, что согласуется с географическим положением тех и других; причем в ЛФ Валькаркай она несколько выше, чем в ЛФ Певек, что, однако, резко проявляется лишь в группе чукотско-западноамериканских видов (в двух других более континентальных подгруппах фракции II соотношение обратное, хотя в процентном выражении различия невелики).

Доля собственно азиатских (не проникших в Америку через Берингов пролив) видов в наших флорах (17.6 % в ЛФ Певек, 17.1 % — ЛФ Валькаркай) выше, чем в анюйских приморских флорах (11.3—13.6 %), но ниже, чем в континентальных североанюйских (>20 %). Любопытно, что в этой фракции (III) более континентальные элементы флоры (сибирский и восточносибирский) намного богаче представлены в ЛФ Певек, чем на Валькаркае, тогда как в группах евразиатских и особенно чукотских видов перевес первой ЛФ по абсолютному числу видов едва заметен (1—2 вида), а в процентном выражении небольшой перевес отмечается на стороне ЛФ Валькаркай.

Доля преимущественно азиатских видов (фракция IV) в наших локальных флорах ниже, чем в анюйских приморских (где она составляет 15.4—17.3 %) и близка к таковой в континентальных анюйских (10.3—13.1), несколько уступая доле фракции III. Резкий (двукратный по числу видов!) перевес — на стороне ЛФ Певек (по отношению к ЛФ Валькаркай), что выражено в составе обоих географических элементов: сибирско- и евразиатско-западноамериканского.

Доля преимущественно американской (V) фракции в наших ЛФ (Певек — 17 видов и подвидов (5.9 %); Валькаркай — 9(4.5 %)) в общем ниже, чем в анюйских приморских (5.3—6.9 %), и существенно ниже, чем в континентальных анюйских. При полуторакратном перевесе числа видов ЛФ Певек над ЛФ Валькаркай перевес в числе видов фракции V почти двукратный (что, однако, не наблюдается в составе чукотско-американского элемента).

Активное ядро

Мною выделено 11 классов экотопов, многие с рядом подклассов, и столько же флороценотических комплексов. Кроме того, выделена группа видов с широкой экологической амплитудой и повышенной экотопологической активностью (Юрцев, Петровский, 1994), многие из которых лишь с большой натяжкой могут быть отнесены к тому или иному классу экотопов и соответствующему ФЦК. Напомню, что здесь, как и в цитированной выше работе 1994 г., принята шкала активности, модифицированная в отношении нумерации баллов активности — по сравнению с более ранними моими публикациями (Юрцев, 1968): IIIA — особоактивные (вместо I), III — высокоактивные (вместо II), II — среднеактивные (вместо III), I — низкоактивные (вместо IV), IA — неактивные (вместо V). При определении балла активности принимаются во внимание не только встречаемость и обилие вида, но и широта его спектра экотопов в данном ландшафте. Группа видов с повышенной активностью (активное ядро) объединяет представителей баллов IIIA, III и наиболее активную часть таковых балла II (с активностью, переходный между баллами II и III). В целом эта группа обширна. Особо активных 3 вида: *Carex lugens*, *Luzula confusa*, *Salix polaris*. Высокоактивных — 5: *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Lloydia serotina*, *Potentilla hyparctica*, *Senecio atropurpureus*. Переходный балл (II—III) присвоен еще 7 видам: *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Eriophorum polystachion*, *Carex stans*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga foliolosa*, *Dryas punctata*. Итого 15 видов; в основном это травы, преимущественно криофиты — активные образователи тундровой дернины на переувлажненных (*Carex lugens*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Eriophorum polystachion*), переувлажненных и среднеувлажненных (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Senecio atropurpureus*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga foliolosa*) или на хорошо дренированных (*Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*, *Dryas punctata*, отчасти *Potentilla hyparctica*) экотопах. Примечательна резкая активизация *Salix polaris*, что характерно для подзоны арктических тундр Сибири и Европы (включая Шпицберген), но не для Центральной Чукотки, о-ва Врангеля, арктического побережья Аляски, Канадского Арктического архипелага.

Имеется еще 21 вид с активностью выше средней, но более определенно тяготеющий к тому или иному ФЦК: *Phippsia algida*, *Festuca brachyphylla*, *Arctophila fulva*, *Salix pulchra*, *S. phlebophylla*, *Polygonum bistorta* subsp. *plumosum*, *Oxyria digyna*,

Minuartia macrocarpa, *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii*, *Parrya nudicaulis* s. str., *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga cernua*, *Oxytropis czukotica*, *Diapensia obovata*, *Gentiana algida*, *Pedicularis langsdorffii*, *P. oederi*, *Lagotis minor*, *Valeriana capitata*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Nardosmia frigida* — преимущественно арктоальпийские и метаарктические виды травянистых двудольных. Большинство их входит в группу видов с повышенной активностью и на о-ве Врангеля, где, впрочем, отсутствуют *Diapensia obovata*, *Gentiana algida* и *Pedicularis oederi*. Активизация арктоальпийского разнотравья весьма характерна для подзоны арктических тундр в целом.

Флороценотические комплексы (ФЦК)

Назову выделенные классы и подклассы экотопов и характерные виды соответствующих флороценотических комплексов.

I. Сухие щебнистые (ацидофитные) горные тундры (с 3 подклассами: IA — собственно горных тундр; IБ — сухих малоснежных галечных грив высокой поймы; IB — сухих малоснежных галечных грив морских кос (на последних в основном концентрируется ряд интересных и редких на Валькаркае видов)). Виды: растения-«латки» (плоскоподушковидные деревянистые — *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*; травянистые — *Minuartia macrocarpa*, *Oxytropis czukotica*); собственно подушковидные (травянистые) — *Androsace ochotensis*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Minuartia obtusiloba*, *Potentilla elegans*, *Potentilla uniflora*, *P. pulviniformis*; прочие (травы) — *Poa pseudoabbreviata*, *Pedicularis alopecuroides*, *Ermania parryoides*.

Один из фоновых классов в низкогорье.

II. Приморские (не закрепленные) сухие галечники (вне полосы механического воздействия торошения). Ориентированы линейно (вдоль берега моря). Виды: *Mertensia maritima*, *Honkenya diffusa*, *Saxifraga arctolitoralis*, *Cochlearia groenlandica*, *Leymus villosissimus*.

III. Приречные (не закрепленные) пойменные галечники и/или осыпи. Виды: *Stellaria fischeriana*, *Artemisia borealis*, *Agrostis kudoi*, *Leymus interior*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Crepis nana*; эвригляреофиты — *Chamerion latifolium*, *Poa malacantha*, *Gastrolychnis affinis*, *Artemisia glomerata*.

IV. Торфянистые переувлажненные экотопы (тундровые и тундрово-болотные). Они преобладают в ландшафте, заполняя межгорную котловину со шлейфами, подступающими близко к вершинам, и ее озерно-болотное днище, и выделяются флористической бедностью, в частности малочисленностью разнотравья. Доминируют длиннокорневищные граминоиды, в первую очередь пушицы (*Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*), *Carex aquatilis* subsp. *stans*, при большем дренаже — кочкообразуюшие *Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, а также корневищные гигро- и гигромезофильные злаки *Dupontia psilosantha*, *Hierochloë pauciflora*, *Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*; простратные и гемипростратные ивы — *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, разнотравье: *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, *Senecio atropurpureus*. Показательно отсутствие на данном экотопе гипоарктических олиготрофных эрикоидных кустарничков и ерника, также *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *C. chordorrhiza*, *Pedicularis pennellii*. Таким образом, этот характерный для полосы гипоарктических тундр тип экотопов и сообшеств здесь представлен обедненным арктическим вариантом: само его доминирование — показатель гумидности, высокой обводненности ландшафта. На шлейфах и в низинах большую роль играют сфагновые мхи. Прослеживается микропоясный ряд от низинных болот Carex aquatilis subsp. stans—Eriophorum russeolum до переувлажненных тундр с *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. lugens*, *Eriophorum polystachion*, а на выступах подножий шлейфов — E. vaginatum + E. polystachion (подробнее растительность на данном классе экотопов описана С. С. Холодом (1996)). Это фоновый класс, который представляет собой барьер, разъединяющий участки других классов (в том числе сухих щебнистых тундр).

V. Тундровые водоемы с застойным или слабопроточным режимом. Фоновые виды: *Arctophila fulva*, *Ranunculus pallasii*, *Hippuris lanceolata*, а при проточном

режиме — *Caltha arctica*, *Ranunculus hyperboreus*, *R. gmelinii* (не найдены рдесты, ежеголовники, уруть и др. — обедненность состава!).

VI. Тампы — затопляемые при нагонном ветре низкотравные гало-гигрофитные сообщества. Виды: *Carex subspathacea*, *C. glareosa*, *C. ursina*, *Puccinellia phryganodes*, *P. tenella*, *Stellaria humifusa*, *Ranunculus tricrenatus*. Тампы приурочены к приустьевым частям долины р. Ергывеем, берегам лимана и выводной протоки и др.

VII. Мезоморфные тундры и тундровые луговины.

VIIA — пятнистые тундры плакоротипных местоположений, где сочетаются *Carex lugens*, группа злаков (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*), *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Lloydia serotina*; из кустарничков — *Salix polaris* с примесью *Dryas punctata*; большой ассортимент разнотравья, включая *Astragalus alpinus*, *Senecio resedifolius*, *Saxifraga hirculus* (евтрофный вариант — с *Tomenthypnum nitens* иа сланцевато-суглинистом элюво-делювии). Есть более богатые мезоморфные разнотравно-осоково-дриадовые пятнистые тундры с *Salix reticulata*, *S. sphenophylla*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Oxytropis maydelliana*. Занимают небольшие площади на водоразделах с близким залеганием коренных пород. Подобные тундры отчасти напоминают фоновые разности плакоротипной растительности на побережьях о-ва Врангеля.

VIIБ — мезоморфные дриадово-кассиопейно-моховые тундры (местами — фоновые в нижних частях вогнутых северных склонов). Арктический подзональный вариант гемипростратно-вечнозеленокустарничковых тундр, более характерных для гольцов и для полосы гипоарктических тундр. Создают специфическую ценосреду. По-видимому, заслуживают выделения в отдельный класс. Эмблемой может быть избрана *Cassiope tetragona*.

VIIВ. Мезохионные луговинные тундры и тундровые луговины с доминированием мезоморфных трав, в том числе арктоальпийского разнотравья (из кустарничков — *Salix polaris*, редко *S. tschuktschorum*, *S. saxatilis*). В данном районе занимают обширные площади на склонах сопок, в присклоновых частях и на склонах высоких террас. Из видов с повышенной активностью характерны *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Lloydia serotina*, кроме них — *Oxyria digyna*, *Saxifraga porsildiana* и др. Сходные варианты обычны и на о-ве Врангеля, например в некарбонатной части долины р. Сомнительной. На террасах равнины (например, возникающих при автодреиировании торфянистых болот и тундр) набор разнотравья беднее, доминируют *Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *P. alpigena* subsp. *colpodea* (часто на байджарахах, где иногда также доминируют *Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*, *Potentilla hyparctica*).

VIII. Нивальные луговины и луговинные тундры. Занимают большие площади на подножьях нивальных террас, в нижних частях склонов, в глубоких оврагах, эродированных ложбинах между байджарахами и т. д. *Salix polaris*, как правило, отсутствует (здесь этот вид — мезохионофит). Присутствуют эвхионофиты: *Phippsia algida*, *Poa paucispicula*, *Saxifraga hyperborea*, *S. tenuis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Minuartia biflora*; эври- и гемихионофиты (заходят и в луговинные тундры): *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Saxifraga porsildiana*, *Carex lachenalii*, *Taraxacum arcticum*, *T. pseudoalaskanum*, *T. sibiricum* s. l. ФЦК несколько обеднен: нет *Erigeron humilis*, *Parnassia kotzebuei*.

IX. Гемигигрофитно-тундровые экотопы (с избыточным увлажнением, часто на щебневато-хрящеватом делювии или заиленных галечниках). Основной доминант: *Carex lugens*. Сменяют торфяно-болотные экотопы при усилении дренажа, повышении скелетности грунта, проточности увлажнения.

IXA. — Пятнистые разнотравно-ивково-осоково-моховые евтрофные тундры в самых верхних частях шлейфов склонов (ниже питающих снежников подножий нивальных террас), на сырых галечных водотоках высокой поймы. *Eriophorum triste*, *Carex misandra*, *C. williamsii*, *Gastrolychnis apetala*, *Beckwithia chamissonis*, *Eutrema edwardsii*, *Eritrichium aretioides*.

IХБ. — Осоковые болотца высокой поймы, днища галечных водотоков. Характерный вид: *Ranunculus turneri*. Обычно встречаются также виды гигромезофильного разнотравья, *Salix polaris*. Флористически обеднены.

X. Антропогенные экотопы — галечная коса вблизи строений. Произрастают антропохоры (очевидно, занесены из Певека, где являются апофитами): *Puccinellia vaginata*, *Descurainia sophioides*, *Rumex graminifolius*, *Tripleurospermum hookeri*, возможно, *Artemisia tilesii*; апофиты: *Phippsia algida*, *Senecio congestus*, *Cochlearia groenlandica* и др. ФЦК обеднен.

Как XI класс можно было бы выделить фрагменты ксеротермных экотопов — зоогенные луговины южных склонов и бровок террас. С ними связаны такие редкие в Валькаркае виды, как *Poa glauca*, *Erysimum pallasii*, *Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Selaginella rupestris*, обычные на юго-западном побережье о-ва Врангеля (Юрцев, Петровский, 1994), также *Crepis chrysantha*. Соответствующий ФЦК почти отсутствует, полностью отсутствуют степные сообщества и остепненные тундры.

Таким образом, выявляются следующие особенности растительности и экотопологической структуры флоры Валькаркая и ее флороценотических комплексов.

1. Доминирование по площади ивково-пушицево-осоково-сфагновых олиготрофных биотопов (что отличает р-н Валькаркая от наиболее широко распространенных сухих вариантов подзоны арктических тундр).

Состав их резко обеднен по сравнению с гипоарктическо-тундровыми подзонами (выпадение ерника, эрикоидных кустарничков, морошки, ряда тундрово-болотных видов осок): на о-ве Врангеля состав данного ФЦК еще беднее, площадь их на побережьях ничтожна.

2. На плакоротипных (выключенных из стока) экотопах развиты пятнистые разнотравно-осоково-злаково-кустарничковые (*Dryas punctata*, *Salix polaris*) моховые тундры, во многом сходные с плакоротипными тундрами о-ва Врангеля (до 30 видов цветковых в 1 описании!), но флористически, как правило, более бедные и занимающие небольшие изолированные контуры на окраинах шлейфотеррас, обычно при близком залегании коренных пород; *Salix reptans* отсутствует как вид(!).

3. Мезоморфные кассиопейные тундры (с господством вечнозеленого гемипростратного арктоальпийского кустарничка *Cassiope tetragona*) образуют широкую полосу на вогнутых северных склонах сопок с участием вечнозеленых гипоарктических кустарничков *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*.

4. Усиливают (по сравнению с континентальными гипоарктическими тундрами) свои позиции мезоморфные мезохионные луговины с согосподством граминоидов (злаки (особенно *Alopecurus alpinus*), *Luzula confusa*) и *Salix polaris*, видов арктоальпийского разнотравья (при слабом захождении собственно нивальных (хионофильных) видов). Сходные тундры обычны и в ущельях гор Сомнительных на о-ве Врангеля, но на Валькаркае они распространены еще шире, а *Salix polaris* фактически оставляет собственно нивальные экотопы (микропояс хионофитов), уходит в мезохионную зону, расширяя при этом свои ландшафтные позиции; луговины легко образуются и на торфянистых шлейфах при усилении дренажа. В целом позиции травянистой растительности усиливаются по сравнению с гипоарктическими подзонами.

5. Нивальные хионофитные и переходные (с участием хионофитов) луговины и тундры играют повышенную роль по сравнению с р-ном Певека, и с о-вом Врангеля, занимая различные отрицательные формы рельефа; из них уходит *Salix polaris*.

6. Сухие щебнистые горные тундры (один из «экологических полюсов») довольно полно сохраняют набор видов, характерный для Чукотского нагорья,

и удерживают свои позиции в ландшафте. Однако ксеротермные континентальные виды почти нацело выпадают (в том числе целиком выпадают белоцветковые виды крупок цикла *Draba cinerea* s. l.); нет и намека на криофитностепные сообщества, столь обычные и в р-не Певека, и на о-ве Врангеля. Это влияние постоянных плотных летних туманов (как и засилья сырых торфянистых тундр и болот). В то же время лучше защищенные от ветров, зимой укрытые снегом сухие местоположения — плацдарм для поселения и сохранения гипоарктических кустарничков.

7. ФЦК пойменных галечников и приморских засоленных экотопов сильно обеднены, но четко выражены. Из позитивных отличий от р-на Певека — повышенное разнообразие арктических видов маков.

8. Кустарники как тип сообществ отсутствуют, хотя отмечен занос одиночных кустиков *Salix krylovii*.

Специального обсуждения заслуживает позиция олиготрофных гипоарктических кустарничков и низких кустарников, имеющих диагностическое значение для гипоарктических подзон тундровой зоны. К югу от перевала на Певек отмечаются обширные контуры ерничков (сотни метров протяженностью), гипоарктические виды кустарничков высоко активны, встречаются пойменные низкие ивняки из *Salix krylovii* и *S. pulchra*.

На о-ве Врангеля, на удалении от побережья, в качестве раритетов отмечены *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Pyrola grandiflora*, *Orthilia obtusata*. Основной их биотоп на острове — сообщества Cassiope tetragona на южных склонах. В центре острова, где намного теплее, чем в р-не Валькаркая, и широко распространены низкокустарниковые ивняки из *Salix lanata* subsp. *richardsoni* и *S. glauca* subsp. *glauca*, гипоарктические кустарнички ведут себя как ригидные виды-реликты, они не способны восстановить свои прежние позиции, хотя последние были бы обеспечены здесь достаточно высоким уровнем летнего тепла.

На Валькаркае кроме названных видов (правда, без *Orthilia obtusata*, но зато с *Pyrola incarnata*!) нами найдены также *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix krylovii* и *S. saxatilis* (отмечу, что *Vaccinium ulginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Pyrola grandiflora* как очень редкие виды выдвигаются далеко на север в подзоне арктических тундр на о-ве Элсмир — севернее 82° с. ш., а также на северо-востоке Гренландии, где вместе с ними отмечены *Rhododendron lapponicum* и *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*).

На Валькаркае перечисленные выше гипоарктические виды мелкодревесных растений избегают торфянистые олиготрофные экотопы, столь характерные для них в полосе гипоарктических тундр, отсутствуют на плакоротипных тундрах. Основные их местообитания в данном районе — лучше защищенные, в том числе экспонированные к югу щебнистые участки склонов сопок (брусника, голубика) и таликовые зоны крупногалечных пойменных террас, где они сочетаются с лишайниками, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Salix phlebophylla*, *S. polaris*, *Oxytropis czukotica*, *Minuartia macrocarpa* и др. *Ledum palustre* subsp. *decumbens* здесь более редок, но он довольно обычен в кассиопейных тундрах северных подножий и амфитеатров северных склонов сопок, где много и брусники. Ерник и вороника чаще встречаются на среднеувлажненных пойменных террасах (иногда с *Carex lugens*, *C. aquatilis* subsp. *stans*, *Salix polaris*), ерник также и вдоль дренированных водотоков северного амфитеатра сопки Ергывеем, где найдена и низкорослая *Pyrola incarnata*. Все эти клонообразующие виды произрастают как скоплениями клонов (популяциями), так и одиночными клонами. Активность их выше, чем в межгорной котловине истоков реки Неизвестной на о-ве Врангеля, несмотря на существенно более теплый климат последнего района. Возможно, названные виды даже расселяются в окр. Валькаркая, но только в пределах благоприятных для них неплакорных экотопов с умеренным снеговым укрытием и хорошим дренажем. Источник заноса семян находится непо-

далеку, за перевалом, причем это процветающие (не ригидные!) гипоарктические популяции. И в пойменных таликах, и на дренированных склонах роль кустарничков заметно возрастает с удалением от берега моря, а кустики *Salix pulchra* уже в 4 км от берега начинают приподниматься — до 10—15 см над поверхностью почвы (чего нигде нельзя наблюдать в центре о-ва Врангеля даже среди зарослей *Salix lanata* subsp. *richardsonii*!). Интересно, что в год наблюдения с очень холодным летом цветение всех гипоарктических эрикоидных кустарничков началось ... в августе (как и многих видов пушиц, осок и злаков) одновременно с покраснением и пожелтением листьев целого ряда видов.

Подведу некоторые итоги.

1. Ситуация в Валькаркае в основном характерна и для более восточных районов узкой прибрежной полосы Чукотки (возможно, до устья Амгуэмы — морской косы). Но на Валькаркае представлен строго ацидофитный вариант, в отличие от р-на мыса Шмидта или устья р. Рывеем (прииск Ленинградский).

Ряд резких отличий от арктических тундр побережий о-ва Врангеля (Юрцев, 1987а), в частности усиление позиций болот и торфянистой тундры за счет плакоротипных пятнистых тундр, выклинивание большинства континентальных криоксерофитов и степных растений можно объяснить постоянными плотными туманами в узкой полосе побережья. Вместе с тем наличие параллельного побережью горного водораздела усиливает контраст между холодно-гумидным климатом побережья и намного более сухим и теплым в летнее время климатом гипоарктических тундр окр. Певека. В пределах прибрежной полосы наблюдается ощутимый градиент гидротермических характеристик климата, сопровождаемый усилением роли гипоарктических мелкодревесных видов при удалении от берега моря. К югу от водораздела развиты уже средние гипоарктические (типичные) тундры, полоса же северных гипоарктических тундр из-за наличия барьерного хребта практически выпадает, хотя удаленные от берега моря участки широтного градиента обнаруживают некоторые признаки этой экотонной подзоны.

2. Несмотря на резкое снижение в тундрах северного побережья (Валькаркай, мыс Шмидта) абсолютного числа и доли гипоарктических и арктобореальных видов, по набору видов основных тундровых ФЦК эти тундры представляют прямой обедненный дериват флоры гор материковой гипоарктической Чукотки: добавление шельфово-арктического элемента очень невелико и лучше всего проявляется в наборе видов маков.

Этим только подчеркивается богатство и оригинальность исконно арктической (в том числе и по ее подзональной принадлежности) флоры о-ва Врангеля, обнаруживающей свои разнообразные связи с Сибирью, Аляской и Канадой, минуя нагорья Чукотки. В то же время осушавшееся пространство шельфа, отделявшее горы острова от массивных нагорий Чукотки, представляло полупроницаемый эдафический фильтр для многих горночукотских видов.

3. Арктические тундры северного побережья Чукотки образовались в узкой полосе арктического склона Чукотского нагорья в результате раннеголоценового затопления шельфа, когда эта территория стала побережьем Северного Ледовитого океана. Контраст с континентальным гипоарктотундровым районом, усиленный орографическим рубежом, — причина в особенности регулярных плотных морских туманов на Валькаркайском побережье. Только последними (при, в общем, низком количестве осадков) можно объяснить доминирование здесь торфянистых органогенных подушек поверх минеральной части почвенного профиля и основательную выбраковку континентальных криоксерофильных и ксерофильных элементов флоры, хотя в позднем плейстоцене (при осушении шельфа) этот район должен был входить в ареал криоксерофитных «тундростепных» ландшафтов (Юрцев, 1986). Поэтому было бы не вполне корректно реконструировать растительность арктического склона Чукотского нагорья в разные фазы голоцена и плейстоцена, исходя из допущения о том, что состав взаимодействующих флороценотических комплексов оставался су-

щественно тем же, что и сейчас, менялись лишь их позиции в экотоне между денудационной и аккумулятивной частями склонов (Холод, 1996).

По крайней мере в криоаридные интервалы плейстоцена криоксерофитная и ксерофитная компоненты флоры были представлены несравненно богаче, чем сейчас, они занимали высоко активные позиции в растительном покрове гор и равнины (включая суглинистые шлейфы: Юрцев, 1986).

4. ЛФ «Валькаркай» отвечает критериям для отбора локальных флор, включаемых в сеть пунктов мониторинга биоразнообразия (Юрцев, 1997), составляя вместе с ЛФ «Певек» фрагмент зонального ряда от средних гипоарктических тундр до южных арктических. Среди этих критериев следует выделить сопоставимость по набору фаций (некарбонатные равнинно-горные ландшафты, резкий градиент гидротермических параметров климата, прохождение широтных границ многих таксонов ранга семейства, рода и вида, наличие достаточно длительных рядов метеорологических наблюдений). Можно предположить, что в результате ожидаемого глобального потепления климата южноарктические тундры северного побережья преобразуются в северные гипоарктические, однако продвижения к северу континентальных ксерофильных видов трудно ожидать, скорее наоборот, их позиции ослабеют и в Певекской тундре; но можно ожидать миграций с востока, вдоль побережья, видов океанического склада (Yurtsev, 1994, 1996).

Настоящая работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований: гранты 93-04-20056 (полевые исследования) и 96-04-49779 (обработка, оформление публикации).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Вып. 1—10.

Арктические тундры острова Врангеля / Под ред. Б. А. Юрцева. СПб., 1994. 279 с.

Заславская (Королева) Т. М. Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195.

Петровский В. В. Род *Eritrichium* Schrad. — Незабудочник // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 238—245.

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—752.

Холод С. С. Экотоны в растительном покрове арктического склона Чукотского нагорья // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 72—84.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Распределение криофитов (К.) во флорах Чукотской тундры (Ч.) // Биологические проблемы Севера (IX симпозиум). Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 50.

Юрцев Б. А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). 1986. Вып. 23. С. 3—53.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987б. С. 47—66.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 1—12.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1 и 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 73—83.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 60—70.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—776.

Yurtsev B. A. Effect of climate change on biodiversity of arctic plants // Global change and arctic terrestrial ecosystems. New York, 1996. P. 229—244. (Ecological Studies. Vol. 124).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1997

SUMMARY

The paper concerns the taxonomical and geographic composition of the flora of the vicinities of the polar weather station Valkarkai (the southern variant of the arctic tundra subzone) on the coast of East Siberian Sea, its active (thriving) elements, its habitat structure as well as the vegetation and their comparison with those of the arctic tundras of the coast of Wrangel Island. In contrast to the latters, the plant cover of the Valkarkai vicinities represents the humid variant of arctic acidophyte tundras, with prevalence of wet to moist sedge-cottongras-sphagna peat mires and tundras depauperated in species, with rare occurrence of frost-scar herbdwarfshrub tundras of placor-type habitats, disappearance of the most of continental xerophytes and cryoxerophytes, more regular occurrence of a number of hypoarctic oligotrophic dwarfshrubs (on well protected gravelly slopes and terraces). In its composition the vegetation of Valkarkai is a dramatically depauperated derivative of widespread hypoarctic tundras of the Chukotka Mountains, almost lacking positive features (in contrast to the ancient continental Beringian-Arctic tundras of Wrangel Island).

СООБЩЕНИЯ

УДК 574.252(262.54)

© Т. В. Ластивка

ВИДОВОЙ СОСТАВ ДИНОФИТОВЫХ (*DINOPHYTA*) В ПЛАНКТОНЕ АЗОВСКОГО МОРЯ

T. V. LASTIVKA. *DINOPHYTA* OF THE PLANKTON OF THE AZOV SEA

В Азовском море выявлено 19 видов динофлагеллат из 11 родов. Из них лишь 6 видов встречаются на протяжении всего периода, когда поверхность моря свободна от льда, остальные появляются летом в связи с усилением поступлений черноморских вод (адвекций) и в небольшом количестве присутствуют в планктоне осенью. Наибольшее видовое разнообразие *Dinophyta* характерно для районов, где прослеживаются адвекции. В распресненной части Таганрогского залива при солености менее 8 ‰ динофлагеллаты не выявлены. Видовой состав динофитовых Азовского моря формируется в основном за счет черноморских видов, мигрирующих во время периодических поступлений черноморских водных масс через Керченский пролив.

Азовское море — мелководный бассейн со специфическим водным режимом. Особенностью его являются низкая соленость (около 11 ‰) и ионный состав, резко отличающийся от морского. В водах Азовского моря относительно большое количество сульфатов, что характерно для континентальных вод. Поэтому равновесие Кнудсена в Азовском море изменено, общая соленость связана с хлорностью не линейным, как в Черном море и в полносоленых морях, а квадратным уравнением (Друмева, Цыцарин, 1984). Солевой режим определяется речным стоком, поступлением (адвекциями) черноморских вод через Керченский пролив, взаимодействием водной толщи с донными осадками и испарением. Примечательно, что уровень Керченского пролива со стороны Азовского моря выше, чем со стороны Черного, поэтому черноморская вода поступает в Азовское море не постоянно, а лишь при ветрах южного направления и после прекращения продолжительных восточных ветров.

По температуре море в зимний период близко к арктическим бассейнам, летом — к тропическим. При прогревании водной толщи и установлении стратификации в придонном слое в Азовском море наступает дефицит кислорода вплоть до заморных условий.

Для Азовского моря характерно высокое содержание биогенных веществ и растворенного органического вещества на протяжении всех сезонов. Прозрачность вод очень низка, редко превышает 3 м, а в Таганрогском заливе достигает всего 30—50 см.

Специфика водоема накладывает отпечаток на видовой состав фитопланктона. В Азовском море преобладают представители трех отделов: *Bacillariophyta*, *Cyanophyta*, *Dinophyta*. Последняя группа играет значительную роль в экосистеме Азовского моря, но изучена слабее других. В немногочисленных публикациях, посвященных фитопланктону Азовского моря, динофитовые водоросли рассматриваются с гидробиологической точки зрения (Усачев, 1927; Пицык, 1955; Алдакимова и др., 1972). Лишь одна работа (Пицык, 1963) посвящена видовому составу динофлагеллат Азовского моря, но со времени ее публикации в Азовском море произошли коренные изменения ионного состава вод.



Расположение станций отбора проб в Азовском море.

1, 2 — станции, на которых пробы отобраны: *1* — только сетью; *2* — и сетью, и батометром. Районы моря: *А* — 1-й (соленость менее 8 ‰), *Б* — 2-й (влияние адвекций черноморских вод максимально), *В* — 3-й (адвекции черноморских вод не прослеживаются).

Цель настоящей работы — описание видового разнообразия *Dinophyta* Азовского моря в современных условиях и анализ происхождения их комплекса в планктоне Азовского моря.

Материал и методика

Материалом для работы послужили 147 проб фитопланктона, отобранных в течение 1996 г. во время плановых рейсов Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (АзНИИРХ), выполнявшихся на научно-исследовательском судне «Янтарь» (75 — батометром Молчанова, 72 — планктонной сетью). Работы проводили в марте (3 батометрические пробы), мае и июле (по 30 батометрических), октябре (12 батометрических, 72 сетные). Расположение сетки станций представлено на рисунке.

Батометрические пробы фиксировали: в мае — 2%-ным формальдегидом, в остальные сезоны — 1.5%-ным глютардиальдегидом; сетные — раствором Утермолля.

Материал просматривали в водных препаратах и камере Нажжота объемом 0.2 мл при увеличении ×400 в световом микроскопе МБИ-15. Учет наиболее мелких видов проводили на ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм при увеличении ×900.

При анализе экологии и географии видов использовали литературные данные (Киселев и др., 1950; Dodge, 1985; Коновалова и др., 1989).

Для сравнения разнообразия *Dinophyta* Азовского и Черного морей использованы материалы наблюдений автора над фитопланктоном северо-восточной части Черного моря, проведенных в 1996 г.

Результаты и обсуждение

В 1996 г. в Азовском море выделено 19 видов динофитовых водорослей, относящихся к 11 родам (см. таблицу).

Наиболее разнообразны роды *Prorocentrum* Ehr. и *Gymnodinium* Stein., каждый из которых представлен 4 видами, а также *Protoperidinium* Bergh (3 вида). Все остальные роды насчитывают по 1—2 представителя.

Видовой состав динофитовых в планктоне Азовского моря

Вид	Район			Сезон			Экология
	1	2	3	В	Л	О	
Prorocentrum balticum (Lohm.) Loeblich	—	+	—	—	—	+	Морской
P. cordatum (Ostf.) Dodge	—	+	+	—	+	—	Морской, тепловодный (?)
P. micans Ehr.	—	+	+	+	+	+	Морской
P. triestinum Schill.	—	+	—	—	+	—	»
Dinophysis acuminata Clap. et Lachm.	—	+	—	—	+	—	Морской эвригалинный и эвритермный
Gymnodinium agile Kof. et Sw.	—	+	+	+	+	+	Морской
G. blax Harris	—	+	+	—	+	+	Пресноводный
G. simplex (Lohm.) Kof. et Sw.	—	+	+	—	+	+	Морской эвритермный
G. splendens Lebour.	—	+	—	—	+	—	Морской
Gyrodinium flagellare Schill.	—	+	—	—	+	—	»
Pyrophacus horologicum Stein	—	+	—	—	—	+	»
Diplopsalis lenticula (Bergh) Starmach f. *lenticula*	—	+	+	+	+	+	»
D. lenticula f. *globularis* I. Kiss.	—	+	—	—	—	+	»
Glenodinium paululum Lindeman	—	+	—	+	—	—	»
Protoperidinium crassipes (Kof.) Balech	—	+	—	—	—	+	»
P. granii (Ostf.) Balech	—	+	—	+	+	—	»
P. subinerme (Pauls.) Balech	—	+	—	—	+	+	»
Goniaulax spinifera (Clap. et Lachm.) Dies.	—	+	—	—	+	+	»
Ceratium hirundinella O. F. Müll.	—	+	—	—	—	+	Пресноводно-солоновато-водный

Примечание. Районы: 1 — Таганрогский залив с соленостью ниже 8 ‰; 2 — районы Азовского моря, подверженные адвекциям черноморских вод; 3 — западная часть моря, где адвекции практически не наблюдаются. Сезоны: В — весна, Л — лето, О — осень.

В опресненной части Таганрогского залива (1-й район) (см. рисунок, *А*) динофитовые водоросли не выявлены. В западной части моря (3-й район) (см. рисунок, *В*), где влияние адвекций незначительно, выявлено 6 видов. Наибольшее разнообразие отдела *Dinophyta* характерно для 2-го района (см. рисунок, *Б*), т. е. акватории, подверженной адвекциям черноморской воды, где отмечены все 19 видов.

Наиболее беден динофлагеллатами весенний планктон, в котором представлены лишь *Protoperidinium granii*, *Glenodinium paululum*, *Gymnodinium agile*, *Prorocentrum micans*. В это же время в северо-восточной части Черного моря выявлены помимо этих 3 видов *Ceratium furca* (Ehr.) Clap. et Lachm., *C. tripos* Schütt, *C. fusus* (Ehr.) Clap. et Lachm., *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich, *Gymnodinium simplex* (Lohm.) Kof. et Sw. Необходимо отметить, что в обоих морях весной динофлагеллаты не достигали массового развития.

В июле в Азовском море выявлено 14 видов (см. таблицу), причем 2 из них (*Prorocentrum micans* и *P. cordatum*) составляют основу летнего фитопланктона. *P.micans* вызвал «красное цветение» практически на всей акватории в районе Бердянского порта, а также у побережья Бердянской косы в районе сброса сточных вод г. Бердянска. В нанопланктоне, особенно в восточной части моря, нередок *Gymnodinium simplex*. На юго-востоке моря выявлены единичные экземпляры *Protoperidinium subinerme* и *Goniaulax spinifera*. В это же время в Черном море в Новороссийской бухте и у побережья близ г. Анапы развивались 4 вида *Protoperidinium* (*P. crassipes*, *P. divergens* (Ehr.) Balech, *P. steinii* (Jorg.) Balech, *P. subinerme*) и 3 вида *Goniaulax* Dies. (*G. triacantha* Jörg., *G. spinifera*, *G. polyedra* Stein).

В осеннем планктоне выявлено также 14 видов, но количественное развитие динофлагеллат меньше, чем летом, «цветения» не наблюдались, и встречаемость видов менялась от «редко» до «единично». Примечательно, что *Prorocentrum micans* отмечен и осенью, в то время как *P. cordatum* в октябре не выявлен. При охлаждении водных масс Азовского моря *P. micans* многочислен лишь на юго-востоке моря при температуре около 14—15 °С.

С адвекциями черноморских вод связано 13 видов из 19, и лишь 6 (*Prorocentrum micans*, *P. cordatum*, *Gymnodinium agile*, *G. blax*, *G. simplex*, *Diplopsalis lenticula*) не тяготеют в своем распространении к районам повышенной солености, хотя в них численность этих видов резко возрастает.

Из 19 видов динофлагеллат, выявленных в Азовском море, только 2 встречаются и в морских, и в континентальных водах (*Ceratium hirundinella* и *Gymnodinium blax*); экология *Gyrodinium flagellare* не изучена; остальные виды — морские полигалобные, в различной степени устойчивые к распреснению. Примечательно, что в нанопланктоне преобладают наиболее эвригалинные виды морского происхождения, способные существовать в сильно распресненных, практически пресных водах (*Gymnodinium blax*, *G. simplex*, *Gyrodinium flagellare*), а в более крупных фракциях — виды менее пластичные, в норме развивающиеся при высокой солености. В целом видовой состав динофлагеллат Азовского моря имеет морское происхождение, о чем свидетельствуют: рост таксономического разнообразия *Dinophyta* в районах, подверженных адвекциям; увеличение количества видов в теплый сезон, когда возрастает водообмен с Черным морем; преобладание неритических и океанических видов во флоре *Dinophyta*.

Представлялось интересным сопоставить данные, полученные в современный период, с литературными данными и сведениями, хранящимися в архиве АзНИИРХ.

Г. К. Пицык (1963) выявил в Азовском море 73 вида динофлагеллат. Наблюдения были проведены сразу после зарегулирования р. Дон, в период, когда ионный состав азовских вод был ближе к черноморскому, нежели в последующие десятилетия. В 1970-е годы произошло резкое осолонение водных масс до 12—13 ‰, в отдельных районах — до 14 ‰. В этот период, по данным фондов АзНИИРХ, в Азовском море встречалось 9—14 видов динофлагеллат. В 1980-е годы, когда соленость снизилась, выявлено также 14 видов. Учитывая то, что в 1970-е и 1980-е годы сетной лов не проводили и, вероятно, редкие виды в этот период были не выявлены, можно считать, что в действительности количество видов *Dinophyta* было несколько больше. В настоящее время в море встречается 19 видов динофлагеллат. По сравнению с периодом до зарегулирования крупных рек число видов *Dinophyta* сократилось почти в 5 раз, и основной причиной этого можно считать изменение ионного состава вод. Ионный состав продолжает трансформироваться, растет количество сульфатов (Друмева, Цыцарин, 1984). Видовое разнообразие динофлагеллат в сложившейся ситуации, вероятно, будет сокращаться.

Заключение

Таксономический состав динофитовых водорослей Азовского моря формируется за счет видов, поступающих из Черного моря. В течение всего периода, когда воды Азовского моря свободны от льда, здесь отмечено всего 6 видов динофлагеллат,

остальные появляются летом в период усиления адвекций черноморских вод. Все виды динофитовых многочисленнее в районах, охваченных адвекциями черноморских вод.

При уменьшении водообмена между Азовским и Черным морями можно ожидать дальнейшего сокращения видового разнообразия динофлагеллат. Сохранятся наиболее эвригалинные виды. «Красные цветения» в эвтрофных районах моря не прекратятся, так как вызываются видами, наиболее устойчивыми к ионному составу вод (*Prorocentrum cordatum*, *P. micans*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алдакимова А. Я., Губина Г. С., Закутский В. П. и др. Современное состояние кормовой базы рыб Азовского моря и предстоящие ее изменения в связи с водохозяйственными мероприятиями // Тр. Азовского н.-и. ин-та рыбного хозяйства. 1972. Вып. 10. С. 52—67.

Друмева Л. Б., Цыцарин А. Г. Современный солевой состав вод Азовского и Аральского морей // Метеорология и гидрология. 1984. № 3. С. 112—115.

Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР. М.; Л., 1950. 279 с.

Коновалова Г. И., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктоиа Японского моря. Л., 1989. 160 с.

Пицык Г. К. Фитопланктон Азовского моря в условиях зарегулирования р. Дон // Тр. Азовско-Черноморского н.-и. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии. Керчь, 1955. Вып. 16. С. 279—309.

Пицык Г. К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // Тр. Севастопольской биологической станции. 1963. Вып. 16. С. 71—89.

Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря // Сборник в честь профессора Н. М. Книповича. 1885—1925. М., 1927. С. 405—429.

Dodge J. D. Atlas of the Dinoflagellates. London, 1985. 119 p.

Азовскнй научно-нсследовательский
нниститут рыбного хозяйства
Ростов-на-Дону

Получено 12 II 1997

SUMMARY

19 species from 11 genera of *Dinophyta* are found in the plankton of the Azov Sea. Only six of them are common in the sea during all the period when the water is ice-free. Other occur only in summer during the advections of waters from the Black Sea and are rare in plankton in autumn. Taxonomic variability of *Dinophyta* is maximal in the fields of high salinity in the zones of advections. *Dinophyta* are not found in Taganrog bay at the salinity lower than 8 ‰. Complex of Azov Sea plankton *Dinophyta* is formed by the marine species drifting together with advections from the Black Sea.

УДК 582.263 : 576.353 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. VI. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS YELLOWSTONENSIS* ГРУППЫ *SPHAERELLA* (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. VI. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMYDOMONAS YELLOWSTONENSIS* OF THE *SPHAERELLA*-GROUP (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

Неделящиеся ядра *Chlamydomonas yellowstonensis* имеют сложный хромоцентрический тип организации, своеобразие которому придает ядерная оболочка разной толщины. Митоз сопровождается типичным поведением ядрышка; появлением на месте ядра характерной светлой зоны, в которой располагаются мелкие прямоугольной формы хромосомы ($n = 10—11$); трансформацией прямого конусовидного веретена с усеченными полюсами в дугообразное; слабой дифференциацией межзонального веретена, которое в телофазе, вероятно, полностью распадается; нетипичными для делящихся ядер перемещениями в клетке.

Род *Chlamydomonas* к настоящему времени насчитывает около 600 видов, которые, согласно одной из последних систем (Ettl, 1983), подразделены на 9 групп: *Euchlamydomonas*, *Chlamydella*, *Chlorogoniella*, *Pseudagloë*, *Agloë*, *Bicocca*, *Amphichloris*, *Pleurochloris*, *Sphaerella*. В основу разделения на группы положены такие критерии, как количество и положение пиреноидов, форма и положение хлоропластов, среда обитания вида (водоемы, почва, снег, лед).

Хотя хламидомонады широко расселены, как правило, образуют обширные скопления и являются излюбленным объектом различных биологических исследований, их кариология разработана очень слабо. К настоящему времени имеются разные по полноте кариологические сведения примерно о 20 видах.

Нами в течение ряда лет проводилось сравнительное изучение различных представителей одноклеточных зеленых водорослей (Седова, 1969—1983). В настоящее время нами предпринимается попытка сравнительного изучения митоза у представителей разных групп рода *Chlamydomonas* с целью установить, существуют ли кариологические различия между этими группами внутри рода. Цель данной статьи — изложение результатов изучения митоза у вида *C. yellowstonensis*.

C. yellowstonensis Kol входит в состав самой малочисленной по объему группы *Sphaerella*, состоящей из 5 видов — обитателей снега и льдов в полярных и альпийских районах. Группа характеризуется слабо выраженным хлоропластом; обилием гематохромов, маскирующих содержимое клетки; нечетким пиреноидом, расположенным более или менее в центре клетки, и ядром, неразличимым в живых клетках. Кариологически представители этой группы хламидомонад до сих пор не изучались.

Материал и методика

Объект исследования — *C. yellowstonensis* (штамм 29.83). Этот штамм из коллекции водорослей Геттингенского университета любезно предоставлен д-ром U. Schlösser. Неделящиеся ядра исследовали в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом. Выращивание, подготовку и фиксацию материала проводили по специально разработанной методике.

Стимулирование клеточного деления обеспечивали особой схемой выращивания водорослей на агаризованной среде М 12 (Schlösser, 1982). Фиксацию начинали спустя 1.5 ч после наступления темнового периода с интервалом 40—50 мин. Фиксирующей жидкостью служила хром-уксусная смесь (100 : 1), в которой материал выдерживали в течение ночи. Окраску производили гематоксилином Гарриса (Bold, 1951). Материал обрабатывали в пробирках с последующим центрифугированием в течение 5 мин при 3000 об/мин. В световом микроскопе изучение проводили с

помощью апохроматических объективов масляной иммерсии ×90 (ап. 1.30) и зеленого фильтра. Ядра зарисовывали с помощью рисовального аппарата Аббе системы РА-1. Все объяснения к рисункам даны в тексте.

Для электронно-микроскопического исследования ядер предварительно заключенный в агар материал фиксировали в световой период суток 4%-м раствором глутарового альдегида на жидкой среде М 12 при температуре +4 °С в течение ночи и постфиксировали 2%-м раствором осмиевой кислоты. Ультратонкие срезы получены на ультратоме LKB-III. Контрастером служил цитрат свинца по Reynolds. Ядра изучали на электронном микроскопе Tesla BS-500.

Результаты исследования и их обсуждение

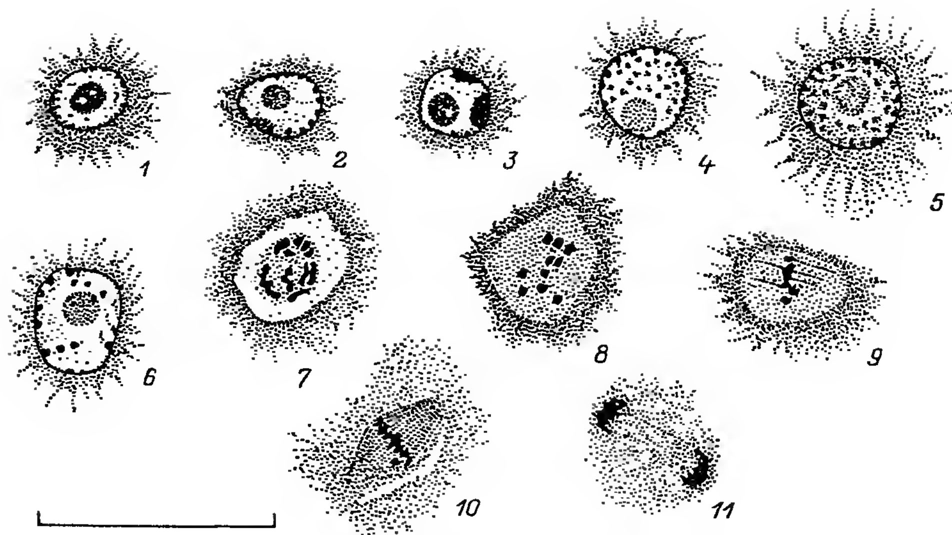
Как в мелких узких овальных, так и в крупных широкоовальных и круглых клетках ядро располагается в центре. Пиреноид не удалось выявить ни в живых, ни в фиксированных клетках. Обычно округлые, неправильно округлые, иногда яйцевидные ядра диаметром около 4 мкм имеют центральное или несколько смещенное к периферии ядрышко иногда с 1—2 так называемыми вакуолями. Нуклеоплазма светлая, со сравнительно крупными, почти круглыми интенсивно окрашивающимися хроматиновыми образованиями преимущественно вдоль оболочки. Иногда такого же вида образования, но в меньшем количестве располагаются и в других частях ядра (см. рисунок, *1—3*).

Ультраструктурное исследование показало, что помимо узкого, почти сплошного хроматинового ободка вдоль оболочки имеются рассеянные по всей нуклеоплазме многочисленные скопления разной величины и формы, т. е. ядра имеют сложный хромоцентрический тип организации (Седова, 1989). Содержимое ядрышка гетерогенно. Своеобразна ядерная оболочка. Ее внутренняя и наружная мембраны отстоят на значительное расстояние друг от друга, располагаются не строго параллельно друг к другу и образуют местами весьма широкое перинуклеарное пространство. Разбухшими выглядят и выросты ядерной оболочки, в том числе и те из них, которые участвуют в образовании амплексов, имеющих также необычный вид. Такого же вида ядерная оболочка выявлена, в частности, у *Pedinomonas minor* (Pickett-Heaps, Ott, 1974), еще одного представителя вольвоксовых водорослей, причем в подобном состоянии она наблюдалась в течение всего митоза.

Митоз обычно начинается в широкоовальных крупных клетках. В ранней профазе ядро увеличивается в размерах и становится, как правило, неправильно-округлым с многочисленными сравнительно рыхлыми глыбками хроматина и ядрышком, которое начинает окрашиваться слабее (см. рисунок, *4*, *5*). На более поздних этапах профазы количество хроматиновых глыбок уменьшается, их размеры и интенсивность окраски увеличиваются (см. рисунок, *6*). К концу профазы ядрышко исчезает, контуры ядра теряют четкость, хотя граница между ядром и цитоплазмой сохраняется за счет существования различий в плотности нуклео- и цитоплазмы. Хромосомы находятся в процессе спирализации и концентрируются в центре светлой зоны, возникающей на месте ядра; они имеют вид плотных мелких неправильной формы образований или коротких толстых палочек (см. рисунок, *7*).

В метафазе мелкие, не отличающиеся друг от друга по размерам квадратной формы хромосомы (n = 10—11) образуют, если смотреть с полюса, сравнительно рыхлую метафазную пластинку (см. рисунок, *8*), которая обычно располагается у одной из латеральных стенок клетки. Если смотреть на пластинку сбоку, то удается обнаружить нити слабо дифференцированного веретена (см. рисунок, *9*).

Анафаза встречается в препаратах редко. В этот период веретено становится наиболее четким. Оно оказывается прямым, узким, конусовидным с усеченными полюсами. Центриоли не обнаружены (см. рисунок, *10*). Длинная ось прижатого к латеральной клеточной стенке веретена направлена параллельно длинной оси клетки. Светлая зона исчезает. В поздней анафазе компактные группы сестринских хромосом расходятся в противоположные стороны и отстоят далеко друг от друга. Межзональ-



Митоз *Chlamydomonas yellowstonensis*.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

ное веретено между ними едва угадывается, иногда сохраняются следы периферических нитей (см. рисунок, *11*). Со временем веретено перемещается в глубь клетки и дугообразно изгибается, что приводит к сближению хромосомных групп и их расположению в разных плоскостях с веретеном.

Телофазы не встречались. Сестринские ядра обычно лежат в центре клетки тесно прижатыми друг к другу. Миграции ядер навстречу друг другу способствуют 2 фактора — сначала дугообразное искривление межзонального веретена, а затем его распадение.

После завершения цитокинеза и образования перегородки, которая делит клетку пополам поперек ее длинной оси, сестринские ядра располагаются напротив друг друга по обе стороны клеточной перегородки, прилегая к ней вплотную. Примечательно, что вновь образовавшиеся сестринские клетки остаются лежать вместе, заключенные в общую оболочку материнской клетки. Ядра таких клеток, не изменяя своего положения, приступают к следующему делению, проследить которое в деталях не удалось. Следует лишь отметить, что образующиеся в результате 4 сестринские клетки также остаются заключенными в общую оболочку материнской клетки. Причем взаимное расположение таких клеток обнаруживает различия. Они могут быть связаны как с отклонениями в ориентации веретена, которое предопределяет направление клеточного деления, так и со сложными процессами перемещения клеток внутри общей оболочки материнской клетки.

Таким образом, ядро диаметром около 4 мкм имеет сложный хромоцентрический тип организации. К характерным особенностям митоза *C. yellowstonensis* следует отнести сначала профазную, а затем анафазную миграции ядра во время первого митотического деления и отсутствие таковых при последующих делениях; появление характерной светлой зоны, в которой располагаются мелкие хромосомы ($n = 10—11$) редко встречаемой квадратной формы; преобразование прямого веретена в дугообразное.

Последующий сравнительно-кариологический анализ хламидомонад других групп покажет, насколько выявленные особенности окажутся специфичными для группы *Sphaerella* в целом. Примечательно, что пиреноид не обнаружен ни на одном из этапов митотического цикла. Это находится в явном противоречии с диагнозом вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I—V // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1997—2001; 1972. Т. 57. № 1. С. 69—74; 1980. Т. 65. № 1. С. 60—65; 1982. Т. 67. № 7. С. 907—912; 1983. Т. 68. № 2. С. 147—151.

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

Bold H. Cytology of algae // Manual of phycology. 1951. Vol. 27. P. 203—227.

Ettl H. Chlorophyta. I // Süsswasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

Pickett-Heaps J., Ott D. Ultrastructural morphology and cell division in *Pedinomonas* // Cytobios. 1974. Vol. 11. N 1. P. 41—58.

Schlösser U. Sammlung von Algenkulturen (Origin and function of the culture collection // Ber. Deut. Ges. 1982. Bd 95. H. 2. S. 181—296.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1996

SUMMARY

The nuclear cytology of *C. yellowstonensis* belonging to the *Sphaerella* group was studied by light and transmission electron microscopy. The nuclei are spherical or ovoid about 4 µm in diameter with a single compact more or less centrally placed nucleolus. The chromatin is scattered in clumps (i. e. chromocenters) anywhere in the nucleoplasm but especially concentrated along the nuclear envelope, forming a continious or discontinious ring (complex chromocentric type of the nuclear organization). The mitosis follows the normal pattern, although the details of division show some unusual features. At the beginning of the division, the nucleus increases in size and changes its shape. During prophase the nucleus gradually loses its stainability and finally dissappears. Initially the condensation of chromatin leads to the appearance of the great number of minute faintly staining granules and subsequently to the formation of chromosomes. At metaphase the small, almost square chromosomes (n = 10—11) are arranged on equatorial plate and the indistinct straigt spindle is beeing formed. The diameter of the equatorial plate is more or less the same as that of prophase nucleus. The longitudal (long) axes of the spindle and the cell are parallel to each other. In early anaphase the spindle becomes distinct with broad and flattened poles. Later, the spindle elongates considerably and becomes bow-shaped. The frequence of telophases is very low and it was not studied. Recently formed sister nuclei are closely appressed to each other. Soon after the formation of sister nuclei cleavage appears between them.

The specific karyological features of the *Sphaerella* group algae is that the nucleus is surrounded by a very characteristic, irregular envelope, distended in many places. At the end of prophase the centrally located nucleus migrates to the lateral cell wall and at anaphase the nuclear apparatus returns to the central region of the cell. In metaphase the chromosomes are usually scattered in the special clear zone. The karyotype consists of more or less similar chromosomes. The pyrenoid is absent.

УДК 582.571.224 : 576.312.37 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Е. О. Пунина, В. Г. Гриф

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ХРОМОСОМ КАРИОТИПА ПРИ ПОМОЩИ НУКЛЕОТИДСПЕЦИФИЧНЫХ ФЛУОРОХРОМОВ НА ПРИМЕРЕ *EREMURUS ALTAICUS* (*ASPHODELACEAE*)

E. O. PUNINA, V. G. GRIF. CHROMOSOME IDENTIFICATION OF THE KARYOTYPE USING NUCLEOTIDE-SPECIFIC FLUOROCHROMES STAINING TAKING *EREMURUS ALTAICUS* (*ASPHODELACEAE*) AS AN EXAMPLE

Рассмотрено использование современных методов кариологического анализа растений. Описаны разрешающая способность и границы применения различных методов хромосомного анализа для целей систематики. На примере кариотипа *Eremurus altaicus* (2n = 14) показано преимущество метода нуклеотидспецифичного флуорохромирования для идентификации хромосом. Подчеркивается, что этот метод может дать ценную информацию о степени родства исследуемых видов, о происхождении полиплоидов, о наличии внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма.

Изучение кариотипов высших растений является одним из классических методов биосистематики. Во многих случаях именно кариологические исследования позволяют решить вопросы о правильности деления родов на секции, о степени близости видов, о видовом статусе таксона, о механизме эволюционных преобразований, о наличии внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма и др.

По современным представлениям, кариологический анализ включает в себя несколько этапов (White, 1978; Greilhuber, 1984, и др.).

1-й этап — определение числа хромосом. Как известно, диплоидное число хромосом (2n) — достаточно стабильная видовая характеристика. Определение хромосомных чисел помогает в решении вопроса о секционном делении и о наличии полиплоидных рядов или полиплоидных и анеуплоидных рас. Однако, если числа хромосом исследуемых видов совпадают (а это часто бывает, поскольку большинство чисел, определенных у приблизительно 25—30 % из 150 000 видов цветковых растений, лежит в интервале от 12 до 80), то на какие-либо вопросы о систематике и филогении изучаемого таксона с помощью данного метода ответить невозможно.

2-й этап кариологического анализа заключается в определении морфологических параметров хромосом: их линейных размеров и центромерных индексов. Когда морфологические параметры достоверно различаются, то можно исследовать степень близости тех или иных видов, их филогенетические взаимоотношения, происхождение полиплоидов (алло- или автополиплоидия), внутривидовой и внутрипопуляционный полиморфизм, определить наличие крупных хромосомных перестроек. Дополнительными признаками хромосом при таком анализе служат спутники и вторичные перетяжки. Однако анализ хромосом на этом уровне неосуществим у таксонов с большим числом хромосом, когда разница между соседними по размеру и центромерному индексу парами хромосом становится недостоверной (Гриф, 1992); у таксонов с мелкими (< 1 мкм) хромосомами, когда измерения под световым микроскопом невозможны; в случаях, когда кариотипы изучаемых таксонов одинаковы, как, например, кариотипы диплоидных видов *Paeonia* L. (Пунина, 1987), а также в случаях, когда хромосомы не различаются в пределах одного кариотипа, как это продемонстрировано далее на примере одного из видов рода *Eremurus* Bieb.

3-й этап анализа кариотипа — выявление и изучение распределения гетерохроматиновых сегментов хромосом. При этом такие методы, как С-окрашивание при помощи красителя Гимза (Vosa, Marchi, 1972 и др.) или выявление сегментов при длительном воздействии нулевой температуры (Darlington, La Cour, 1941 и др.), демонстрируют, как правило, все гетерохроматиновые сегменты в кариотипе, независимо от их молекулярного состава. Более информативно использование нуклеотидспецифичных флуорохромных красителей. Рисунки исчерченности хромосом,

полученные при помощи этих методов, позволяют говорить о преимущественном обогащении ДНК гетерохроматинового района либо аденин-тиминовыми (АТ), либо гуанин-цитозиновыми (ГЦ) парами оснований, или сделать вывод о его нейтральном составе (Зеленин и др., 1987). В некоторых случаях, как, например, рассмотрено далее, именно использование нуклеотидспецифичных флуорохромов позволяет идентифицировать все хромосомы кариотипа.

Следует отметить, что применение этого последнего метода весьма перспективно также при изучении кариотипов видов растений с большим количеством хромосом или с мелкими хромосомами, когда идентификация всех пар затруднена или вообще невозможна.

Сопоставление рисунка распределения гетерохроматиновых сегментов хромосом дает ценную информацию о степени родства исследуемых видов, о происхождении полиплоидов, о наличии внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма. Однако, несмотря на относительную доступность применения, общее количество видов цветковых растений, исследованных хотя бы одним из упомянутых в этом пункте методов, пока не превышает нескольких сотен.

4-й и последующие этапы кариологического анализа растений — определение локусов транскрипционной активности ядрышковых организаторов методом импрегнации серебром, определение геномных компонентов сателлитной ДНК и соотнесение их с гетерохроматиновыми участками путем гибридизации in situ, а с конца 80-х годов к этим методам прибавляется также изучение рисунка исчерченности эухроматина (Раскина, Родионов, 1992, и др.). К сожалению, перечисленные в этом пункте методы пока используются только на модельных или хозяйственно значимых объектах и еще не нашли широкого применения в кариосистематических исследованиях. Эти методы зачастую трудоемки, но представляются весьма перспективными, поскольку могут не только дать информацию к систематике и филогении конкретных таксонов, но и помочь в решении общетеоретических вопросов о структурно-функциональной организации хромосом растений и о степени эволюционной консервативности или лабильности различных компонентов генома в ходе микро- и макроэволюции.

Материал и методика

Взрослые растения *Eremurus altaicus* (Pall.) Stev., собранные в окрестностях пос. Кызыл-Ой в Суусамырском ущелье на Тянь-Шане на высоте около 2200 м над ур. м. (Кыргызстан), культивировали на экспериментальном участке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) в Санкт-Петербурге. Цитологические препараты приготовляли из клеток корневой меристемы этих растений. Для накопления метафаз отрезанные кончики корней помещали в холодильник при температуре 2—3 °С на 1 сут. Затем материал фиксировали в ацетоалкоголе (3 : 1) в течение 16—24 ч.

Часть материала была окрашена по Фельгену, при этом применялся горячий гидролиз 1 н HCl при $t = 60$ °С в течение 12 мин. После окрашивания материал раздавливали в капле 45%-й уксусной кислоты, покровное стекло удаляли, при помощи сухого льда препарат высушивали и заключали в бальзам.

Из другой части материала были приготовлены неокрашенные давленные препараты по такой же общепринятой методике. Эти препараты сушили на воздухе не менее 2 сут, а затем последовательно окрашивали нуклеотидспецифичными флуорохромами: сначала ГЦ-специфичным оливомицином в концентрации 0.5 мг/мл в течение 1 ч с последующим созреванием в темноте при комнатной температуре в течение нескольких суток (Schweizer, 1980), а затем АТ-специфичным красителем Hoechst 33258 (H33258) в концентрации 75 мкг/мл, разведенном на буфере Зеренсена (pH = 6.8) (Holmquist, 1975).

Препараты, окрашенные по Фельгену, анализировали и фотографировали на световом микроскопе NU-2, а окрашенные флуорохромами — на люминесцентном

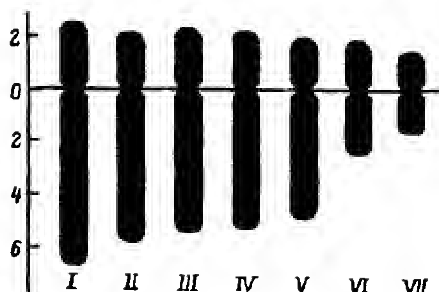


Рис. 1. Идиограмма хромосом *Eremurus altaicus*, окрашенных по Фельгену.

I—VII — номера хромосом. На вертикальной оси — длина хромосом, мкм. На идиограмме видно, что идентифицировать хромосомы *I—V* и *VI—VII* пар невозможно.

микроскопе «Opton». Микрофотосъемку осуществляли на пленку «Микрат-200» и «Микрат-300».

Анализ кариотипа был проведен при помощи автоматического анализатора изображений, снабженного оригинальными программами хромосомного анализа (Пунина и др., 1994).

Классификация морфологических типов хромосом соответствует предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1981).

Результаты и обсуждение

При морфометрическом анализе метафазных пластинок *E. altaicus* на препаратах, окрашенных по Фельгену, было установлено число хромосом 2n = 14, что подтверждает сведения о числе хромосом этого вида, имеющихся в литературе (Burström, 1929). Кариотип состоит из 5 пар длинных субметацентрических (L_a = 9.1—6.7 мкм, I^c = 27.2—31.7 %) и 2 пар коротких метацентрических хромосом (L_a = 4.3—3.2 мкм, I^c = 44.6—46.7 %) (см. таблицу-вклейку, *1*; рис. 1; см. таблицу). На длинных плечах субметацентрических хромосом иногда отмечались спутники (от 1 до 6). На идиограмме диплоидного набора и в таблице видно, что идентификация первых 5 пар хромосом практически невозможна (рис. 1).

После этого были проанализированы препараты, последовательно окрашенные ГЦ-специфичным флуорохромом оливомицином и АТ-специфичным Н33258. При этом были выявлены 3 типа гетерохроматиновых белков: а) ярко светящихся при окрашивании оливомицином и затухающие при окрашивании Н33258, т. е. ГЦ-обогащенный гетерохроматин; б) тусклые при окрашивании оливомицином и ярко светящиеся при окрашивании Н33258, т. е. АТ-обогащенный гетерохроматин; в) ярко светящиеся при любом окрашивании, т. е. гетерохроматин, нейтральный по составу (см. таблицу-вклейку, *2*; рис. 2).

На представленных идиограммах (рис. 2, *А*) видно, что идентификация некоторых пар хромосом при использовании только одного из флуоресцентных красителей затруднена. Однако при сопоставлении двух рисунков исчерченности оказывается, что хорошо идентифицируются все хромосомы кариотипа и появляется возможность составить обобщенную идиограмму хромосом *E. altaicus* (рис. 2, *Б*).

Очевидно, что в данном случае применение метода выявления С-сегментов с помощью красителя Гимза не дало бы возможности идентификации всех хромосом кариотипа, так как все типы гетерохроматиновых сегментов были бы окрашены одинаково. К тому же известно, что флуорохромы более регулярно выявляют гетерохроматин, чем краситель Гимза: иногда из-за методических погрешностей или специфики объекта мелкие интеркалярные сегменты при С-окраске не выявляются.

Параметры картиопа *Eremurus altaicus*

№ пары	Длина, мкм $L_a \pm S_x$	Центромерный индекс, % $I^c \pm S_x$
I	9.1±0.8	27.2±1.8
II	7.8±0.6	26.9±1.5
III	7.6±0.4	29.8±1.6
IV	7.4±0.5	29.8±1.0
V	6.7±0.4	27.6±0.9
VI	4.3±0.4	44.6±1.5
VII	3.2±0.3	46.7±1.2

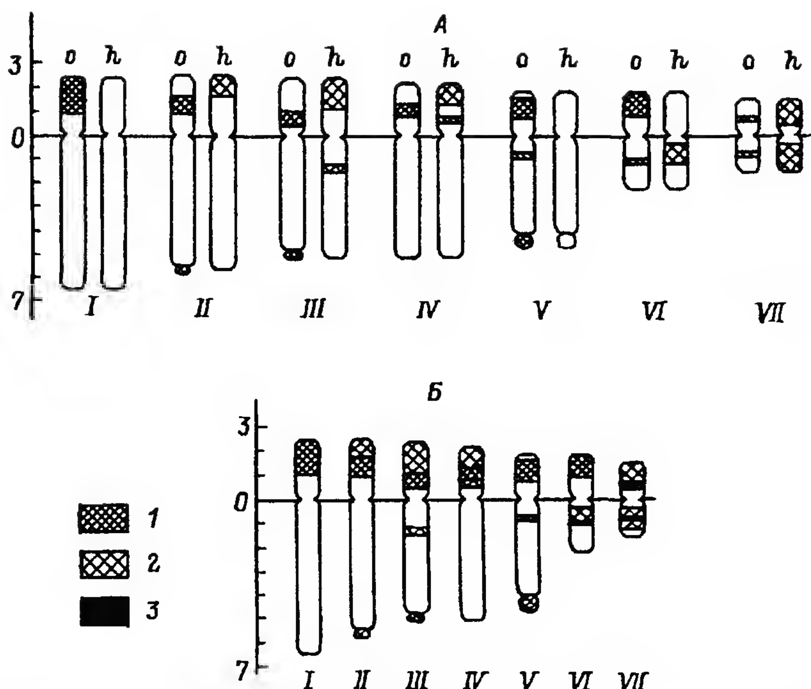


Рис. 2. Сравнительная идиограмма (*А*) хромосом *Eremurus altaicus*, окрашенных олизомицином (*о*) и Hoechst 33258 (*h*) и обобщенная цитологическая карта (*Б*) гаплоидного набора хромосом.

Гетерохроматиновые сегменты: *1* — ГЦ-обогащенные, *2* — АТ-обогащенные, *3* — нейтрального состава. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Таким образом, только благодаря комплексному окрашиванию нуклеотидспецифичными флуорохромами оказалось возможным идентифицировать все хромосомы кариотипа, составить цитологическую карту и получить информацию о цитохимическом составе гетерохроматиновых сегментов хромосом *E. altaicus*.

Работа выполнена на средства Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-13281-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1280—1284.

Гриф В. Г. Перспективы развития кариологии растений // Тез. III Совещ. по кариологии растений. СПб., 1992. С. 17—18.

Зеленин А. В., Полетаев А. И., Степанова Н. Г. Флуоресцентная цитохимия нуклеиновых кислот. Современное состояние и перспективы: к 35-летию метода // Цитология. 1987. Т. 29. № 12. С. 1323—1336.

Пунина Е. О. Кариологическое изучение кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1504—1514.

Пунина Е. О., Беляев А. А., Паук В. Н. и др. Использование автоматического анализатора изображений для исследования хромосом растений // Цитология. 1994. Т. 36. № 8. С. 888—892.

Раскина О. М., Родионов А. В. G/R-подобная дифференциальная исчерченность митотических хромосом овсяницы луговой *Festuca pratensis* и райграса пастбищного *Lolium perenne*, индуцируемая низкой температурой // Цитология. 1992. Т. 34. № 10. С. 59—64.

Burström H. Zytologische Studien innerhalb der Gattung *Eremurus* // Acta Horti Bergiani. 1929. Bd 9. N 8. S. 293—302.

Darlington C. D., La Cour L. The detection of inert genes // J. Heredity. 1941. Vol. 32. P. 115—121.

Greilhuber J. Chromosomal evidence in taxonomy // Current concepts in plant taxonomy. London, 1984. P. 153—198.

Holmquist G. R. Hoechst 33258 fluorescent staining of Drosophila chromosomes // Chromosoma. 1975. Vol. 49. P. 333—350.

Schweizer D. Fluorescent chromosome banding in plants: Application, mechanisms and implications for chromosome structure // The plant genome. Norwich, 1980. P. 61—72.

Vosa C. G., Marchi P. Quinacrine fluorescense and Giemsa staining in plants // Nature. 1972. Vol. 237. N 75. P. 191—194.

White M. J. D. Modes of speciation. San Francisco, 1978. 455 p.

Ботанический ниститут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1996

SUMMARY

The application of different karyological methods in plants is evaluated. The resolving power and the limitation in the application of various methods of chromosome analysis to be used in plant systematics are discribed. The advantage of nucleotide-species fluorochrome staining for chromosome identification has been shown taking *Eremurus altaicus* (Pall.) Stev. (2n = 14) karyotype as an example. It was emphasized that this approach is fruitful for the study of the relationships of species, origin of polyploids, intraspecific and intrapopulational polymorphism.

УДК 581.557.24 : 582.734 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Е. М. Бармичева

СТРУКТУРА ЭКТОМИКОРИЗЫ ВИДОВ РОДА *DRYAS* (*ROSACEAE*) ИЗ РАЗНЫХ МЕСТ ПРОИЗРАСТАНИЯ

K. M. BARMICHEVA. THE STRUCTURE OF ECTOMYCORRHIZAS IN THE GENUS *DRYAS* (*ROSACEAE*) FROM DIFFERENT HABITATS

Проведено изучение структуры микоризных корней *Dryas octopetala* с Кольского п-ова (Хибинские горы) и Австрийских Альп и близкородственного вида *D. punctata* с Чукотского п-ова. Для корней всех этих растений характерно развитие эктомикоризы с образованием типичной грибной мантии на поверхности корня и сети Гартига в ризодерме и коровой паренхиме. Основное отличие микоризных корней от неинфицированных проявляется в их внешнем виде: они обычно короткие, их концы булавовидно утолщены и на их поверхности имеется опушение грибными гифами. Во внутренней ультраструктуре инфицированных корней следует отметить наличие амилопластов во всех тканях корня. Различие между микоризой из разных мест произрастания заключается в разной толщине грибной мантии, причем наиболее толстая мантия обнаружена на поверхности *D. punctata* с Чукотки. Грибные мантии у *D. octopetala* с Хибин и Альп не сильно различаются, но у альпийских растений мантия немного тоньше. У исследованных нами корней, независимо от места произрастания, обнаружены грибные симбионты, принадлежащие как к базидиомицетам, так и к аскомицетам. Обсуждается экологическое значение эктомикоризы *Dryas*.

Представители рода *Dryas* — арктоальпийские кустарнички сем. *Rosaceae*, для корней которых характерно наличие эктомикоризы, широко распространены в арктических областях Европы и Азии, а также в высокогорьях (Гладкова, 1981; Kutschera, Lichtenegger, 1992). Наличие микоризы у *Dryas punctata* Juz. (п-ов Таймыр) было показано О. С. Стрелковой (1956). И. А. Селиванов (1969) изучал эктомикоризу у *Dryas octopetala* L. с Кольского п-ова и с Полярного Урала. В работе А. Е. Катенина (1972) описана история изучения эктотрофной микоризы видов рода *Dryas* из европейской и азиатской Арктики. В этих работах подробно были описаны морфологические типы эктотрофной микоризы, их окраска и анатомия. Позднее были проведены электронно-микроскопические исследования эктомикоризы *Dryas*.

J. Debaud с соавт. (1981a,b) и J. Debaud (1982) изучали эктомикоризу *D. octopetala* при искусственном заражении корней проростков гифами грибов *Hebeloma alpinum* и *H. marginatulum*. Были выполнены работы L. Melville с соавт. (1987, 1988) по развитию эктомикоризы у *D. integrifolia* Vahl. при искусственном заражении грибом *Hebeloma cylindrosporum*. Электронно-микроскопического исследования микоризных корней *Dryas* из естественных мест произрастания не проводилось.

Цель нашей работы — изучение с помощью электронного микроскопа структуры эктомикоризы видов *Dryas octopetala*, собранного на Кольском п-ове (в Хибинах), и в Австрийских Альпах, и близкородственного *D. punctata*, собранного на Чукотском п-ове, сравнение полученных данных.

Хибинские горы находятся на Кольском п-ове севернее Полярного круга. Климат Хибин определяют как субарктический, океанический, на который оказывают воздействие близость теплого течения Гольфстрим и теплые воздушные массы, поступающие с Атлантики (Вальтер, 1975). Чукотский п-ов также расположен севернее Полярного круга. Климат его в районах сбора материала определяют как континентально-арктический, на который оказывает воздействие близость холодного океанического течения (Вальтер, 1975). Австрийские Альпы находятся в центре Европы. Центральные Альпы, где мы собирали растения, характеризуются бóльшим притоком радиации и более длительным вегетационным периодом и уменьшением продолжительности залегания снежного покрова по сравнению с окраинами Альп (Барри, 1984). Климат Альп отличается от климата Арктики отсутствием вечной мерзлоты, большим количеством осадков и регулярной сменой дня и ночи (Вальтер, 1975). Таким образом, из кратких характеристик мест произрастания дриад видно, что более жесткие климатические условия отмечаются на Чукотке, а более комфортные — в Альпах.

Материал и методика

Корни цветущих растений *D. octopetala* автор собирала на Кольском п-ове, в Хибинах около г. Кировска на горе Ловчор на высоте 600—700 м над ур. м. в конце июля. В Австрийских Альпах автор собирала корни отцветающих растений на горе Калмберг на высоте 1100—1200 м над ур. м. в конце июня. На Чукотском п-ове корни отцветающих растений *D. punctata* собирали А. Е. Катенин и И. Б. Кучеров в середине августа. Все собранные корни фиксировали в растворе формглутаральдегида на фосфатном буфере (pH 6.8—6.9) в течение 2 ч при комнатной температуре, затем промывали в течение 1 ч в 3 сменах фосфатного буфера и постфиксировали в 2%-м растворе четырехокиси осмия в течение 3 ч. Зафиксированный материал обезвоживали в серии спиртов и ацетона и заливали в смесь эпоксидных смол (эпон 812 — аралдит М). Полученные блоки затачивали и на ультратоме LKB-III получали ультратонкие срезы. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали и фотографировали на электронном микроскопе Hitachi H-600. Для сканирующего электронного микроскопа фиксированные отрезки корней обезвоживали в спиртах и амилацетате, высушивали при критической точке в приборе Hitachi HCP-2. Полученный материал приклеивали на предметные столики и напыляли в вакууме золотом, изучали и фотографировали под сканирующим электронным микроскопом JEOL JSM-35.

Результаты

Микоризные корни дриад короткие (0.7—3.0 см дл.), часто ветвятся, концы корней округлые, булавовидно утолщенные (рис. 1). Анатомическая структура корней у всех изученных образцов дриад была сходна. Ди- или триархная стель с одним слоем перицикла, эндодерма довольно рано суберинизируется; первичная кора состоит из 3—4 слоев паренхимных клеток, при этом в самом внутреннем слое на радиальных стенках клеток образуются Ф-утолщения и ризодерма (рис. 2).



Рис. 1. Общий вид микоризного разветвленного корня *Dryas punctata* (Чукотка). СЭМ.
Масштабная линейка — 10 мкм.

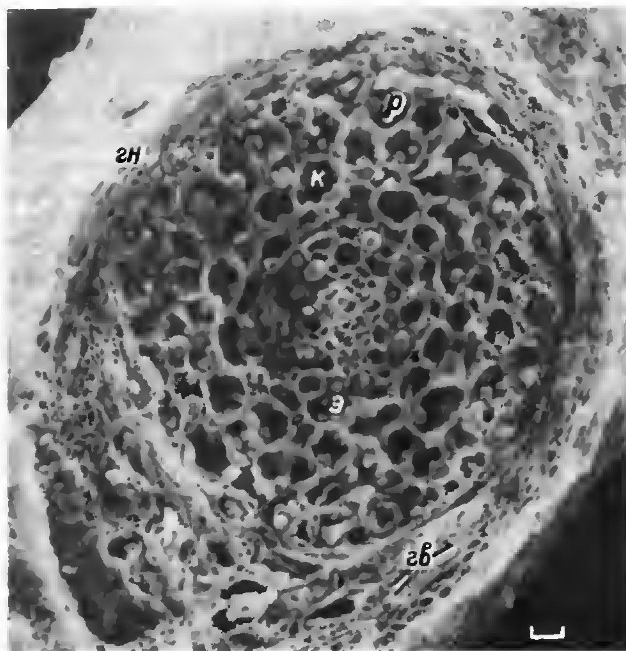


Рис. 2. Поперечный срез микоризного корня *Dryas punctata* (Чукотка). СЭМ.
Видна грибная мантия на поверхности корня и сеть Гартига. *гв* — гифы внутренней зоны мантии, *гн* — гифы наружной зоны мантии, *к* — коровая паренхима, *р* — ризодерма, *э* — эндодерма. Масштабная линейка — 100 мкм.

Гифы гриба, снаружи покрывающие корни, образуют так называемую грибную мантию (рис. 2). Мантия у этих корней состоит из внутренней и наружной зон (табл. I; II, *1*; III, *1*). Гифы гриба в наружной зоне обычно почти пустые или сохраняют мало содержимого, лежат свободно в слизеобразном межгифальном веществе, тогда как во внутренней зоне гифы располагаются очень плотно, слоями. В этих гифах сохраняется содержимое, в них можно видеть чаще всего гликоген и липиды, редко видны вакуоли, ядра, митохондрии и эндоплазматический ретикулум. Из мантии гифы гриба проникают по срединной пластинке между клетками ризодермы, окружая клетки хозяина со всех сторон, затем проникают между клетками коровой паренхимы (глубиной в 2—3 слоя), образуя так называемую сеть Гартига. Обычно глубина проникновения сети Гартига у всех изученных нами корней была одинакова, доходя до слоя коры перед слоем с Ф-утолщениями, иногда доходила до слоя с Ф-утолщениями (табл. I). Позднее грибная мантия целиком окружает и кончик корня, однако между клетками чехлика гифы гриба не проникают. Обычно микориза развивается в растущей зоне корня, не проникая в меристему, а в глубь корня не заходит за кору с Ф-утолщениями и эндодерму.

Клетки ризодермы, окруженные сетью Гартига, имеют тонкий постенный слой осмиофильной цитоплазмы и крупные центральные вакуоли с осмиофильными включениями, предположительно полифенольной природы. В цитоплазме имеются мелкие вакуоли, митохондрии, редкие амилопласты с некрупными крахмальными гранулами, цистерны эндоплазматического ретикулума, иногда на срезах видны диктиосомы и небольшие округлые ядра с ядрышками (табл. I; II, *1*). Клетки коровой паренхимы, окруженные сетью Гартига, не отличаются существенно по ультраструктуре от клеток ризодермы (табл. I; II, *3*; III, *1*, *2*).

Цитоплазма гиф сети Гартига заполнена гликогеном (табл. II, *1*, *2*; III, *1*, *2*), включает немного липидов, очень редко встречаются ядра, митохондрии и небольшие вакуоли. Гифы гриба как в мантии, так и в сети Гартига имеют более электронноплотные оболочки, чем межклеточное вещество между гифами, а также между гифами и клеточными оболочками клеток хозяина (табл. II, *1*, *3*). Гифы гриба у этой микоризы имеют типичную долипору — образование, характерное для базидиальных грибов (табл. II, *2*, *3*).

У корней *D. punctata* (Чукотка) в мантии (14—16 мкм толщ.) различают наружную зону — из 4—5 слоев и внутреннюю зону — из 5—6 слоев (табл. I). У *D. octopetala* (Хибины) мантия толщиной 6—9 мкм имеет 3—4 слоя во внутренней зоне и столько же слоев в наружной зоне; а у корней, собранных в Альпах, грибная мантия толщиной 6—7 мкм имеет 2—3 слоя во внутренней зоне и 2—4 слоя в наружной.

Клетки коровой паренхимы корня без сети Гартига обладают очень крупными осмиофильными включениями в вакуолях и амилопластами с более крупными крахмальными зернами, чем в клетках, окруженных сетью Гартига (табл. I). В слое клеток коры перед эндодермой на радиальных стенках развиваются Ф-образные утолщения. Эндодерма у этих корней довольно рано суберинизируется, но имеет пропускные клетки над ксилемой или близко к ксилеме. Особенностью эндодермы этих корней является отсутствие суберина вокруг пятен Каспари. Кроме того, у клеток эндодермы быстро развиваются и третичные отложения.

Кроме микоризных корней с базидиомицетами были обнаружены микоризы другого вида. Эти корни значительно труднее поддавались обработке, трудно было получить срезы. По толщине грибной мантии и глубине проникновения сети Гартига в глубь корня различий между микоризами не обнаружено. Гифы грибов в этом симбиозе имеют простую пору в септе с пробкой в ней (табл. IV, 2) и тельца Воронина, что характерно для аскомицетных грибов. Клеточные оболочки гиф гриба этого типа были светлее, чем межгифальное вещество как между ними, так и между клетками хозяина и гифами гриба (табл. IV, *1*—*5*). В цитоплазме гиф имеется много липидов и гликогена, встречаются ядра, митохондрии и вакуоли, т. е. их цитоплазма выглядит богаче органеллами. Возможно, это связано с другим возрастом гриба в данной микоризе. Клетки ризодермы и коровой паренхимы с сетью Гартига не

отличались по структуре от таковых с микоризой с базидиомицетами. Следует отметить появление в некоторых амилопластах мелких липидных капель и больших липидных включений в цитоплазме (табл. IV, *4*).

По мере развития микоризы клетки корня, как и гифы гриба, стареют и опустошаются, иногда клетки ризодермы и коровой паренхимы, окруженные сетью Гартига, откладывают суберин в клеточные оболочки (табл III, *1*; IV, *3*). При старении в вакуолях увеличиваются осмиофильные включения, уменьшается объем цитоплазмы, клетки пустеют. Гифы гриба также пустеют (табл. III, *1*).

Особый интерес представляет зона контакта клеточных оболочек гиф гриба и клеток хозяина: кроме особого межклеточного вещества между ними надо отметить появление в клеточных оболочках клеток хозяина с внутренней стороны, т. е. за плазмалеммой, небольших выростов (табл. III, *2*).

Обсужденне результатов

За последние годы резко возросло число публикаций по результатам изучения разных типов микоризы с применением всех современных методик. В 1980-е годы вышло несколько крупных обзоров (Harley, Smith, 1983; Scannerini, Bonfante-Fasolo, 1983; Strullu, 1985). Исходя из этих обзоров, микоризу, изучаемую нами, можно отнести к типичной эктомикоризе с развитой грибной мантией и сетью Гартига.

Большинство авторов (Селиванов, 1981; Harley, Smith, 1983; Newman, 1988; Piché et al., 1988) отмечают отсутствие видоспецифичности между хозяевами и грибами, особенно у эктомикоризы. У *Pseudotsuga menziesii* Mirb. была найдена эктомикориза, образованная как базидиальными, так и аскомицетными грибами (Strullu, 1974, 1976). У растений рода *Dryas* в природе ранее не была описана микориза с аскомицетами. D.-G. Strullu (1974, 1976) отметил различие в окраске межгифального матрикса у эктомикоризы, образованной аскомицетами и базидиомицетами. Он описал межгифальный матрикс у аскомицетной микоризы как более темноокрашенный (осмиофильный), чем клеточные оболочки гиф гриба; у базидиомицетной микоризы, наоборот, межгифальный матрикс светлее клеточных оболочек гиф. Кроме того, еще раньше S. Scannerini (1968) обнаружил, что у аскомицетной эктомикоризы *Pinus strobus* межгифальный матрикс электронно-плотный. Некоторые исследователи не согласны с такой точкой зрения (Duddridge, 1985), считая, что окраска оболочек гиф и межгифального матрикса не связана с видами грибов, образующих микоризу. Полученные нами данные подтверждают точку зрения D.-G. Strullu (1976, 1979). Можно предположить, что в образовании этого электронно-плотного матрикса у аскомицетной микоризы принимают участие меланины. Способность аскомицетных грибов образовывать меланин была описана, в частности, у дискомицетов (Камалетдинова, Васильев, 1982). По данным этих авторов, меланин может откладываться в наружный слой слизи в разной концентрации, что обусловливает окраску от коричневого до черного цвета. Меланин, по мнению тех же авторов, выполняет защитную и механическую функцию. Вероятно, при образовании микоризы меланин может защищать ее от патогенов, а также от воздействия самого растения. По внешнему виду аскомицетная микориза часто выглядит темной.

Многие исследователи отмечают разную глубину проникновения сети Гартига в корень у разных растений (Harley, Smith, 1983; Strullu, 1985). P. Scales и R. Peterson (1991), описывая эктомикоризу у *Betula alleghanensis* и *Picea mariana*, синтезированную с грибом *Wilcoxina micolae*, отметили, что у *Betula* сеть Гартига развивалась только вокруг ризодермы, тогда как у *Picea* сеть Гартига достигала эндодермы. В работах J. Debaud с соавт. (1981a, b) при искусственном заражении *D. octopetala* двумя видами *Hebeloma* была получена эктомикориза с грибной мантией и сетью Гартига, проникающей в коровую паренхиму на глубину 2—3 слоев. Наши результаты, как по *D. octopetala*, так и по *D. punctata* не расходятся с их данными. Данные L. Melville с соавт. (1987, 1988) о синтезированной эктомикоризе у *D. integrifolia* не

отличаются от наших, но авторы нашли и подробно описали лабиринтно разветвленную сеть Гартига, что мы не наблюдали в своем материале.

Наличие некрупных крахмальных гранул в клетках коры с сетью Гартига отмечали многие авторы (Strullu, 1974, 1976; Gaie, Heinemann, 1980; Debaud et al., 1981b). По полученным нами данным, амилопласты были найдены как во всех клетках микоризного корня, контактирующих с сетью Гартига, так и в клетках коры без сети Гартига, а также в клетках эндодермы, перицикла и центрального цилиндра. Наличие амилопластов в этой зоне корня отличает микоризные корни от незараженных и, по-видимому, свидетельствует о накоплении в корне углеводов, необходимых для роста и развития гриба.

Большое количество осмиофильных включений, которые были описаны нами в вакуолях и в цитоплазме клеток микоризных корней дриад, и, вероятно, относятся к полифенолам, J. Debaud с соавт. (1981b) также наблюдали у дриады, а многие авторы отмечали у эктомикориз разных растений. M. Ling Lee с соавт. (1977) обнаружили увеличение фенольного материала у эктомикоризы эвкалипта по сравнению с немикоризными корнями, они предположили, что это связано с влиянием грибного симбионта. M. Malajczuk с соавт. (1984) описали отложение танинов в клетках корня около гиф гриба у эктомикоризы эвкалипта. Эти авторы считают, что танины играют роль в контроле развития микоризного гриба внутри корня, регулируя образование сети Гартига. B. Münzenberger с соавт. (1990) отметили, что всегда имеется сезонная изменчивость в содержании фенолов и, кроме того, они обнаружили, что фенолы, содержащиеся в клеточных оболочках, обычно отсутствуют там, где проникает гриб. Хотя и известно, что фенолы — регуляторы эффективности взаимодействия растения с грибом, но роль полифенолов в эктомикоризах пока однозначно понять не удалось.

Зона контакта высшего растения и гриба в этом типе микоризы состоит из плазмалеммы клетки корня, ее клеточной оболочки, клеточной оболочки гифы гриба и ее плазмалеммы. Таким образом, зона контакта состоит из 2 мембран и апопластного пространства. В грибной мантии и, вероятно, в сети Гартига, в меньшей степени, имеется межгифальное вещество или матрикс, природа которого представляет несомненный интерес для понимания переноса веществ между симбионтами. В работе J. Duddridge с соавт. (1985) показано, что у эктомикоризы имеются 2 раздельные зоны контакта между грибом и растением-хозяином: одна — с гифами внутренней зоны мантии, вторая — с гифами сети Гартига. На ранних стадиях образования грибной мантии гифы прикрепляются к поверхности корня полисахаридной слизью, в которую постепенно погружаются все гифы мантии. Как указали Y. Piché с соавт. (1988), на первом этапе контакта гиф гриба и их прикрепления к поверхности корня, когда происходит сам процесс узнавания, и корнем, и грибом секретируется ряд веществ, в том числе и полисахаридная слизь. Затем после прикрепления гиф к корню следует быстрая пролиферация гиф, которая приводит к увеличению поглощения питательных веществ корнем и к формированию грибной мантии, а немного позже — сети Гартига. Ранее в работе J.-E. Nylund и T. Unestam (1982), посвященной процессу образования эктомикоризы у ели, тоже говорилось о стимуляции роста гиф гриба метаболитами корня. Позднее J.-E. Nylund (1987), изучая инфекционную зону (или зону контакта) у эктомикоризы, писал, что в зоне микоризы клеточные оболочки коровой паренхимы сосны и ели содержат большое количество кислых полисахаридов. По своим основным характеристикам эти полисахариды были подобны пектиновым веществам, заполняющим межклетники коры и других тканей. По мнению автора, кислый полисахарид образует матрикс, в который залиты гифы сети Гартига. Матрикс грибной мантии, хотя и окрашивался легко на кислые полисахариды, но не удалялся ДМSO (диметилсульфоксидом), что позволило автору предположить его грибное происхождение. Но следует принимать во внимание, что в матриксе и гифах мантии обнаружена сильная кислофосфатазная активность, что описано в работе J. Dexheimer с соавт. (1986). Активность кислой фосфатазы, согласно этой работе, обнаружена на плазмалемме клеток хозяина, контактирующих с грибом, только слабая диффузная активность была в матриксе сети Гартига. Еще в 1973 г. в работе

E. Bartlett и D. Lewis тоже была описана активная поверхностная кислая фосфатаза, но именно в работе J. Dexheimer с соавт. (1986), выполненной с помощью электронно-микроскопической цитохимии, удалось показать приуроченность кислофосфатазной активности к разным клеточным компонентам симбионтов. Кроме того, в работе J. Lei и J. Dexheimer (1988) было сообщено о наличии АТФазной активности на плазмалеммах как гиф гриба, так и клеток растения, контактирующих друг с другом. АТФазная активность не наблюдалась во внешних гифах мантии, в веществе матрикса и в плазмалемме отмерших клеток. Таким образом, питательные вещества из почвы должны пройти через слои грибной мантии, где гриб их перерабатывает в форму, доступную для корней высших растений, особенно это касается азота и фосфора. По мнению E. Bartlett и D. Lewis (1973), активная поверхностная кислая фосфатаза у гиф гриба способствует превращению ортофосфата из почвы в форму, доступную для корня высшего растения. Кроме того, грибная мантия может аккумулировать питательные вещества, и только по мере необходимости они будут поступать в корень (Harley, Smith, 1983; Harley, 1989). Эктомикоризы хорошо адаптированы к абсорбции фосфатов и аммония из почв, где нитраты дефицитны. Наличие АТФазной активности на плазмалеммах живых симбионтов свидетельствует об активном транспорте веществ между симбионтами. Кроме минеральных веществ для корня грибная мантия может накапливать углеводы для гриба, особенно это свойство грибной мантии важно для растений сезонного климата. J. Kottke и F. Oberwinkler (1986), обсуждая структуру и функции эктомикоризы, высказали предположение, что условия среды могут влиять на формирование грибной мантии. Отмеченное нами различие у эктомикоризы дриад по толщине грибной мантии согласуется с этим предположением. Эктомикориза дриады с Чукотского п-ова с более суровыми климатическими условиями имеет самую толстую грибную мантию, по-видимому, обладая самыми высокими способностями к накоплению минеральных веществ и углеводов, необходимых как для растения, так и для гриба. Накопленные в ней вещества могут использоваться по мере необходимости обоими симбионтами. Подобные же данные были получены нами при изучении арбутоидной микоризы у *Pyrola*, грибная мантия которой имела наибольшую толщину у растений с Чукотки (Barmicheva, 1992).

Описанный Y. Piché с соавт. (1988) процесс узнавания гриба и хозяина через вещества, секретируемые как грибом, так и растением, интересен в связи с секрецией корнем высшего растения. Известно, что клетки чехлика и ризодермы корней способны секретировать полисахаридную слизь с небольшим количеством белка (Бармичева, Данилова, 1973; Данилова, 1974; Бармичева, 1982). G. Leppard и S. Ramamoorthy (1975) показали, что на поверхность корня выделяются вещества в виде полисахаридных фибрилл, имеющих тонкую обкладку из белков. В работе J. Lei с соавт. (1990a) был описан гликопротеиновый фибриллярный материал на эпидермальных клетках, распределение которого ограничено областью контакта между гифами в мантии и зоной контакта гиф гриба и клеток растения. Авторы предположили, что эти фибриллы играют роль в прикреплении гриба к корню. Можно предположить, что вещества, секретируемые корнем, особенно полисахариды, могут быть благоприятной средой для грибов и способствовать их прикреплению, но, вероятно, сам грибной симбионт также вносит свой вклад в эти вещества своими секретами (в том числе возможна и секреция меланинов у аскомицетных эктомикоризных грибов). В другой работе J. Lei с соавт. (1990b) отмечали, что ими была также обнаружена кислофосфатазная активность вдоль грибной плазмалеммы в зоне контакта с клеткой хозяина. Нам кажется, что эти данные подтверждают точку зрения, что гриб вносит свой вклад в секретируемые вещества. Кроме того, в работе J. Lei с соавт. (1990b) отмечается, что гликопротеиновые фибриллы появлялись только в одном случае, а именно, когда корень эвкалипта заражали симбионтом, взятым из-под эвкалипта; во втором случае, когда корень эвкалипта заражали симбионтом, взятым из-под сосны, авторы не обнаружили фибрилл, но нашли утолщение стенок клеток корня.

Выросты клеточных оболочек клеток хозяина в эктомикоризе у дриады отмечали ряд исследователей (Massicotte et al., 1987; Melville et al., 1988). Нами были

обнаружены в клетках корня, контактирующих с гифами гриба, небольшие выросты клеточных оболочек; хотя вряд ли их можно назвать протуберанцами клеточных оболочек. Эти выросты, конечно, увеличивают клеточную поверхность контакта для всасывания питательных веществ, а возможно, и для секреции.

По мнению ряда ученых (Harley, 1989; Read, 1991), основная функция микориз в сообществах связана с повышением доступности элементов питания. Эктомикоризы снижают дефицит азота, который типичен для всех лесных экосистем, фосфор становится тоже доступнее. В экологии эктомикориз наиболее важен не их количественный эффект в отношении минерального питания, а способность подключать к нему качественно новые ресурсы. Все это касается и изученных нами эктомикориз дриад. Наличие же более толстой мантии у растений Чукотки, по-видимому, позволяет аккумулировать в них больше веществ и использовать по мере необходимости, что особенно важно при коротком периоде вегетации.

Исходя из полученных нами результатов, можно заключить, что в образовании эктомикоризы у растений рода *Dryas*, независимо от места произрастания, могут принимать участие как базидиальные, так и аскомицетные грибы. Эти виды микоризы отличаются и по окраске гиф гриба и межгифального матрикса (хотя, возможно, и среди базидиомицетов имеются виды, которые могут синтезировать меланин, тогда теряются эти различия в окраске). Но полученные нами данные подтверждают точку зрения D.-G. Strullu (1976, 1979), что оболочки гиф гриба при аскомицетной микоризе окрашены светлее, чем межгифальный матрикс, а при базидиомицетной микоризе, наоборот, темнее межгифального матрикса. Основное различие между микоризами из разных мест обитания заключается в разной толщине грибной мантии, в местах с более жесткими климатическими условиями и коротким периодом вегетации грибная мантия толще. У исследованных нами растений это относится к микоризе *Dryas punctata* с Чукотки.

Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в сборе и фиксации материала на Чукотском п-ове и за обсуждение полученных результатов А. Е. Катенину и И. Б. Кучерову (БИН).

Работа выполнена благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 94-04-11495а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бармичева Е. М. Цитохимическое изучение секреции слизи клетками корневого чехлика Raphanus sativus (Cruciferae) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1627—1635.

Бармичева Е. М., Данилова М. Ф. Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня Raphanus sativus L. по данным гистохимии // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1278—1283.

Барри Р. Г. Погода и климат в горах. Л., 1984. 311 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М., 1975. Т. 3. 428 с.

Гладкова В. Н. Порядок розовые // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5(2). С. 175—187.

Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., 1974. 205 с.

Камалетдинова Ф. И., Васильев А. Е. Цитология дискомицетов. Алма-Ата, 1982. 174 с.

Катенин А. Е. Микоризы растений Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1972. 140 с.

Селиванов И. А. Материалы к характеристике микориз тундровых растений // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. 1969. Т. 68. С. 32—44.

Селиванов И. А. Взаимосвязь микориз и микоризоподобных образований и сущность отношений сожительствующих организмов // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1981. С. 3—18.

Стрелкова О. С. Микоризы растений тундры и лесотундры на Таймыре //Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1161—1168.

Barmicheva K. M. Ultrastructure of mycorrhizas in the genus Pyrola // Root ecology and its practical application. Klagenfurt, 1992. P. 585—588.

Bartlett E. M., Lewis D. H. Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech // Soil Biol. Biochem. 1973. Vol. 5. N 2. P. 249—257.

Debaud J. C. Synthèses mycorhiziennes entre Hebelomes et *Dryas octopetala*: signification ecologiqué // Les mycorhizes, partie intégrale de la plante: biologie et perspectives d'utilisation. Paris, 1982. P. 361—365.

Debaud J. C., Pepin R., Bruchet G. Étude des ectomycorhizes de Dryas octopetala. Obtention de synthèses mycorhiziennes et de carpophores *d'Hebeloma alpinum* et *H. marginatulum* // Canad. J. Bot. 1981a. Vol. 59. N 6. P. 1014—1020.

Debaud J. C., Pepin R., Bruchet G. Ultrastructure des ectomycorhizes synthètiques à *Hebeloma alpinum* et *Hebeloma marginatulum* de *Dryas octopetala* // Canad. J. Bot. 1981b. Vol. 59. N 11. P. 2160—2166.

Dexheimer J., Aubert—Dufresue M.-P., Gèrard J. et al. Étude de la localisation ultrastructurale des activités phosphatasiques acides dans deux types d'ectomycorhizes // Bull. Soc. Bot. France. Lettres Bot. 1986. Vol. 133. N 4/5. P. 343—352.

Duddridge J. A. A comparative ultrastructural analysis of the host—fungus interface in mycorrhizal and parasitic associations // Developmental biology of higher fungi. Cambridge, 1985. P. 141—173.

Gaie W., Heinemann P. Synthèse et morphologie de l'ectomycorhize *Betula pendula / Astraeus hygrometricus* // Bull. Soc. Roy. Botan. Belg. 1980. Vol. 113. N 2. P. 161—165.

Harley J. L. The significance of mycorrhiza // Mycol. Res. 1989. Vol. 92. N 2. P. 129—139.

Harley J. L., Smith S. E. Mycorrhizal symbiosis. London, 1983. 483 p.

Kottke J., Oberwinkler F. Mycorrhiza of forest trees — structure and function // Trees. Structure and function. 1986. Vol. 1. N 1. P. 1—24.

Kutschera L., Lichtenegger E. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen // Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Stuttgart, 1992. T. 1. P. 268—269.

Lei J., Dexheimer J. Ultrastructural localization of ATPase activity in the *Pinus sylvestris/ Laccaria laccata* ectomycorrhizal association // New Phytol. 1988. Vol. 108. N 3. P. 329—344.

Lei J., Ding H., Lapeyrie F. et al. Ectomycorrhizal formation on the roots of *Eucalyptus globulus* and *Pinus caribaea* with two isolates of *Pisolithus tinctorius*. Structural and cytochemical observations // Endocytobiologie. 1990a. Vol. 4. P. 123—126.

Lei J., Lapeyrie F., Malajczuk N., Dexheimer J. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker a. Couch on roots of *Eucalyptus urophylla*. S. T. Blake in vitro. II. Ultrastructural and biochemical changes at the early stage of mycorrhiza formation // New Phytol. 1990b. Vol. 116. N 1. P. 115—122.

Leppard G. G., Ramamoorthy S. The agregation of wheat rhizoplane fibrils and the accumulation of soil-bound cations // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 16. P. 1729—1735.

Ling Lee M., Chilvers G. A., Ashford A. E. A histochemical study of phenolic materials in mycorrhizal and uninfected roots of *Eucalyptus fastigata* Deane and Maiden // New Phytol. 1977. Vol. 78. N 2. P. 313—328.

Malajczuk N., Molina R., Trappe J. M. Ectomycorrhiza formation in *Eucalyptus*. II. The ultrastructure of compatible and incompatible mycorrhizal fungi and associated roots // New Phytol. 1984. Vol. 96. N 1. P. 43—53.

Massicotte H. B., Ackerley C. A., Peterson R. L. The root-fungus interface as an indicator of symbiont interaction in ectomycorrhizae // Canad. J. For. Res. 1987. Vol. 17. N 8. P. 846—854.

Melville L. H., Massicotte H. B., Peterson R. L. Ontogeny of early stages of ectomycorrhizae synthesized between *Dryas integrifolia* and *Hebeloma cylindrosporum* // Botan. Gaz. 1987. Vol. 148. N 3. P. 332—341.

Melville L. H., Massicotte H. B., Ackerley C. A., Peterson R. L. An ultrastructural study of modifications in *Dryas integrifolia* and *Hebeloma cylindrosporum* during ectomycorrhiza formation // Botan. Gaz. 1988. Vol. 149. N 4. P. 408—418.

Münzenberger B., Heilemann J., Strack D. et al. Phenolics of mycorrhizas and nonmycorrhizal roots of Norway spruce // Planta. 1990. Vol. 182. N 1. P. 142—148.

Newman E. I. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance // Adv. Ecol. Res. London, 1988. Vol. 18. P. 243—270.

Nylund J.-E. The ectomycorrhizal infection zone and its relation to acid polysaccharides of cortical cell walls // New Phytol. 1987. Vol. 106. N 3. P. 505—516.

Nylund J.-E., Unestam T. Structure and physiology of ectomycorrhizae. I. The process of mycorrhiza formation in Norway spruce in vitro // New Phytol. 1982. Vol. 91. N 1. P. 63—79.

Piché Y., Peterson R. L., Massicotte H. B. Host-fungus interactions in ectomycorrhizae // Cell to cell signals in plant, animal and microbial symbiosis. Berlin, 1988. Vol. H17. P. 55—71.

Read D. J. Mycorrhizas in ecosystems // Experientia. 1991. Vol. 47. N 4. P. 376—391.

Scales P. F., Peterson R. L. Structure of ectomycorrhizae formed by *Wilcoxina mikolae* var. *mikolae* with *Picea mariana* and *Betula alleghaniensis* // Canad. J. Bot. 1991. Vol. 69. N 10. P. 2149—2157.

Scannerini S. Sull'ultrastruttura della ectomicorriza. II. Ultrastruttura di una micorriza di Ascomicete «*Tuber albidum*» × «*Pinus strobus*» // Allionia. 1968. Vol. 14. P. 77—95.

Scannerini S., Bonfante-Fasolo P. Comparative ultrastructural analysis of mycorrhizal associations // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61. N 3. P. 917—943.

Strullu D.-G. Étude ultrastructurale du reseau de Hartig d'une ectomycorhize à Ascomycètes de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 1974. Vol. 278 D. N 17. P. 2139—2142.

Strullu D.-G. Contribution a l'étude ultrastructurale des ectomycorhizes à Basidiomycètes de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) // Bull. Soc. Bot. France. 1976. Vol. 123. N 1-2. P. 5—16.

Strullu D.-G. Ultastructure et représentation spatiale du manteau fongique des ectomycorhizas // Canad. J. Bot. 1979. V. 57. N 21. P. 2319—2324.

Strullu D.-G. Les mycorhizes // Handb. Pflanzenanatomie. Spez. Teil. 1985. Bd 13. T. 2. 198 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1997

SUMMARY

Mycorrhizal root systems of *Dryas octopetala* L. were collected from wild populations on the Kola Peninsula and Austrian Alps as well as *Dryas punctata* Juz. on Chukchi Peninsula and examined by electron microscopy. Roots of all investigated plants were characterized by the development of a typical ectomycorrhizae. These mycorrhizas are characterized by morphological alterations of the root. Short and swollen roots are covered by a fungal mantle from which the Hartig net originate. The Hartig net develops between rhizodermal and cortical cells. In all investigated roots irrespective of location fungal symbionts representing both *Basidiomycetes* and *Ascomycetes* were found. In the ascomycetous mycorrhiza the inner layer of hyphae is cemented by electron-dense material, in the basidomycetous one the cementing material is electron transparent. Melanin is apparently a consistent part of a dense material in ascomycetous mycorrhiza. The distinction between mycorrhizal thickness is observed: it is thicker in the root from Chukchi Peninsula. Ecological significance of *Dryas* ectomycorrhiza is discussed.

УДК 581.82 : 582.734

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© В. Е. Бенькова, А. А. Некрасова

АНАТОМИЯ ДРЕВЕСИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *ROSACEAE* С СЕВЕРА СИБИРИ. 1. *SPIRAEOIDEAE* И *MALOIDEAE*

V. E. BENKOVA, A. A. NEKRASOVA. WOOD ANATOMY OF *ROSACEAE* PLANTS FROM NORTHERN SIBERIA. 1. *SPIRAEOIDEAE* AND *MALOIDEAE*

Изучено строение древесины растений 6 видов, принадлежащих 2 родам подсем. *Spiraeoideae* (*Sorbaria pallasii*, *S. sorbifolia*, *Spiraea betulifolia*, *S. dahurica*, *S. media*, *S. salicifolia*), и 4 видов, принадлежащих 4 родам подсем. *Maloideae* (*Cotoneaster melanocarpus*, *Malus pallasiana*, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Sorbus sibirica*), произрастающих в субарктической зоне на территории Сибири. Анатомическое описание древесины видов *Sorbaria pallasii*, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Spiraea betulifolia*, *S. dahurica* дается впервые. Выделены отличительные особенности строения древесины изученных видов, которые могут быть использованы при их идентификации. Приведены численные значения основных анатомических элементов древесины видов и проведена оценка степени их изменчивости. Установлены различия в качественной и количественной характеристиках признаков древесины изученных видов из субарктики по сравнению с родственными видами из более теплых мест обитания, обусловленные адаптивной нормой реакции на условия внешней среды.

Работа посвящена изучению строения древесины 15 видов, относящихся к 10 родам 4 подсемейств розоцветных (*Spiraeoideae* Agardh, *Maloideae* Weber, *Rosoi-*

deae Focke и *Prunoideae* Focke), произрастающих в субарктической зоне на территории Сибири (62—72° с. ш., 66—137° в. д.). Это 56 % видов, принадлежащих сем. *Rosaceae* и встречающихся на исследуемой территории (Коропачинский, 1983). В арборифлоре Сибири сем. *Rosaceae* наряду с *Salicaceae* — самое представительное; множество его родов находит практическое использование в зеленом строительстве, в пищевой и фармацевтической промышленности (*Malus*, *Pirus*, *Sorbus*, *Prunus* и др.), а также в качестве источника древесины для бытовых нужд (*Cotoneater*) (Коропачинский, 1983). Проведенные разными авторами анатомические исследования представителей сем. *Rosaceae*, как правило, ограничивались родами, имеющими определенную практическую значимость, и в большинстве публикаций дается информация преимущественно о представителях подсем. *Maloideae* и *Prunoideae* (Туманян, 1947, цит. по: Новрузова, 1968). В то же время крайне мало публикаций по *Spiraeoideae* и *Rosoideae*. Известны работы В. Е. Вихрова (1950), А. А. Яценко-Хмелевского (1954), Р. Т. Яшкевич (1956), З. А. Новрузовой (1968), З. А. Новрузовой и Г. Г. Гаджиева (1974) и др. по древесине отдельных представителей розоцветных, а также краткая качественная характеристика строения древесины ряда видов сем. *Rosaceae*, произрастающих в Западной Европе (Schweingruber, 1990a, b), и крупная работа S.-Y. Zhang и P. Baas (1992) по изучению розоцветных Китая. Большое внимание исследователи уделяли изучению анатомического строения древесины рода *Sorbus* (Туманян, 1949; Габриелян, 1971; Снежкова, 1977, и др.) и европейских представителей рода *Malus* (Metcalfe, Chalk, 1950; Schweingruber, 1990a, и др.). В работах P. Greguss (1959), A. Fahn с соавт. (1986), F. Schweingruber (1990a), S.-Y. Zhang и P. Baas (1992) приведено анатомическое описание строения древесины некоторых видов рода *Cotoneaster*. В то же время анатомическое строение древесины растений с севера России и, в частности, розоцветных из субарктики изучено довольно слабо; между тем характеристика строения их древесины может быть использована при изучении адаптации древесных растений к экстремальным климатическим условиям, а также в систематике и филогении.

Настоящая статья посвящена изучению древесины 6 видов подсем. *Spiraeoideae* (*Sorbaria pallasii* (G. Don. fil.) Pojark., *S. sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea betulifolia* Pall., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. media* Franz Schmidt, *S. salicifolia* L.) и 4 видов подсем. Maloideae (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Malus pallasiana* Juz., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Sorbus sibirica* Hedl.). Это составляет 100 % видов, принадлежащих родам *Sorbaria*, *Cotoneaster*, *Malus*, *Sorbocotoneaster*, *Sorbus*, и 63 % видов рода *Spiraea*, встречающихся в арборифлоре означенной территории (Коропачинский, 1983).

В литературе до настоящего времени не приводилось численных характеристик анатомических элементов древесины *Spiraea media*, *Coroneaster melanocarpus*, *Sorbus sibirica*; строение древесины видов *Sorbaria pallasii*, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Spiraea betulifolia*, *S. dahurica* еще не изучалось.

Материал и методика

Материал для исследования был собран во время российско-швейцарских экспедиций по северу Сибири, организованных Е. А. Вагановым и F. Schweingruber в 1991 и 1992 гг., и находится в экологической коллекции древесин Сибири Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Места взятия образцов: *Cotoneaster melanocarpus*, *Malus pallasiana*, *Sorbaria pallasii*, *S. sorbifolia*, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Spiraea betulifolia*, *S. salicifolia* — окрестности Якутска, 62° с. ш., 129° 30′ в. д.; *Spiraea dahurica* — 63° 37′ с. ш., 141° 21′ в. д.; *S. media* — Соленая речка, 68° 03′ с. ш., 89° 10′ в. д.; *Sorbus sibirica* — р. Адыча, 65° 48′ с. ш., 137° 15′ в. д.

В каждом из названных местообитаний растения произрастают на вечной мерзлоте, которая ежегодно оттаивает на глубину 25—70 см. Продолжительность вегетационного периода в местах взятия образцов — 40—80 дней, но очень часто заморозки в июне и начале августа существенно ее уменьшают. Среднегодовое количество

осадков — 270 мм. Средняя температура воздуха в январе на территории циркумполярного кольца — –50, в июле — +12 °С; в окрестностях Якутска — соответственно –40 и +20 °С (Поздняков, 1983). Следует ожидать появления некоторых различий в строении древесины растений из таких резко континентальных условий обитания по сравнению с древесиной родственных видов из более теплых климатических зон.

Из выбранных растений были вырезаны образцы на высоте нескольких сантиметров от уровня почвы. По стандартной методике (Schweingruber, 1988) были приготовлены микросрезы древесины в трех основных плоскостях. Каждый вид был представлен не менее чем 10 препаратами. Описание анатомических особенностей строения древесины, терминология, используемая при этом, и измерения элементов проводили согласно рекомендациям Международной ассоциации анатомов древесины (IAWA) (Wheeler et al., 1989) и руководствуясь методикой Яценко-Хмелевского (1954). В каждом образце размеры элементов измеряли в 25—35-кратной повторности, число лучей — в 10—20 положениях окулярной линейки согласно рекомендациям IAWA. Относительная ошибка измерений составляла 6—8 %. При статистической обработке первичных данных в работе использовали средние арифметические и коэффициенты вариации.

Результаты исследований

Количественные характеристики анатомических признаков древесины исследованных видов приведены в табл. 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Количественная характеристика анатомических признаков древесины представителей *Spiraeoideae* с севера Сибири

Статистики видов	Характеристики									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sorbaria pallasii										
Среднее	124	81	22	27	189	—	3	717	341	10.4
V	53.2	12.6	38.6	43.4	25.3			68.9	15.2	22.3
S. sorbifolia										
Среднее	174	81	33	33	192	—	4	662	326	8.1
V	42.5	17.9	39.8	40.0	22.2			68.1	18.5	36.0
Spiraea betulifolia										
Среднее	439	64	22	22	166	—	4	1011	249	15.2
V	19.5	24.3	38.4	41.0	21.7			51.0	14.4	23.6
S. dahurica										
Среднее	443	89	30(13)	30(15)*	136	—	6	931	194	13.0
V	29.8	8.2	42.1(44.6)	42.1(44.6)	56.7			75.7	32.9	16.6
S. media										
Среднее	341	88	25(14)	27(14)*	101	—	7	1170	176	13.6
V	32.2	13.4	30.5(27.8)	41.5(25.2)	27.2			74.2	20.5	24.3
S. salicifolia										
Среднее	640	79	21	26	154	+	6	2223	234	20.2
V	21.9	13.5	36.5	39.4	35.1			102.2	82	21.8

Примечание. В табл. 1 и 2: 1 — число сосудов на 1 мм^2; 2 — содержание одиночных сосудов, % от общего их числа в поле зрения; 3 — тангенциальный диаметр сосудов, мкм; 4 — радиальный диаметр сосудов, мкм; 5 — длина члеников сосудов, мкм; 6 — множественные перфорации сосудов («+» — есть, «—» — нет); 7 — максимальная ширина многорядных лучей (число клеток); 8 — высота многорядных лучей, мкм; 9 — длина волокнистых элементов, мкм; 10 — число лучей на 1 мм. * — средний диаметр сосудов как ранней, так и поздней (в скобках) зон годичного кольца. V — коэффициент вариации, %.

ТАБЛИЦА 2

Количественная характеристика анатомических признаков древесины представителей *Maloideae* с севера Сибири

Статистики видов	Характеристики									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Cotoneaster melanocarpus										
Среднее	403.9	85.9	19.2	26.4	202.8	+	3	330.3	381.1	14.1
V	25.6	12.7	34.5	30.8	32.2			45.1	15.2	21.0
Malus pallasiana										
Среднее	569.4	88.3	22.0	23.4	147.0	+	2(3)	273.7	219.7	13.9
V	19.7	9.9	29.7	38.6	41.4			41.7	28.1	17.1
Sorbocotoneaster pozdnjakovii										
Среднее	481.2	86	25.1	26.5	229.2	+	2(3)	262.7	372.2	16.3
V	22.2	10.2	27.7	33.3	28.7			33.5	30.8	21.5
Sorbus sibirica										
Среднее	386.2	78.3	31	40.2	218.5	+	3	235.9	460.4	8.6
V	24.6	16.0	26.0	30.5	22.0			47.3	34.6	20.0

Подсемейство *Spiraeoideae*

Род *Sorbaria* (Ser.) A. Br. ex Aschers. (рябинник). Изученный материал: *S. pallasii*, *S. sorbifolia*.

Годичные кольца отчетливые. Граница отличима благодаря наличию 1—4 рядов радиально сплюснутых волокнистых трахеид в конце слоя прироста, а у *S. sorbifolia*, кроме того, и различием в количестве сосудов в поздней и ранней зонах кольца (табл. I, *1*). Древесина рассеянно-сосудистая у *S. pallasii* и рассеянно-сосудистая до полукольцесосудистой у *S. sorbifolia*. Границы годичных колец у последнего вида слегка волнистые. Размеры сосудов на поперечном срезе плавно уменьшаются от ранней зоны кольца. Просветы сосудов равномерно распределены по годичному слою у *S. pallasii*; у *S. sorbifolia* крупные сосуды образуют 1—2 ряда в ранней зоне вдоль границы. Просветы по форме округлые и овальные. Большинство (81—85 %) сосудов одиночные, остальные парные и сгруппированы в радиальные, диагональные и тангенциальные цепочки по 3—4. Толщина стенок сосудов до 2.5 мкм. Перфорации исключительно простые (табл. I, *2*). Межсосудистая поровость в основном очередная; поры округлые и овальные, 3.0—4.5 мкм в диам., апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей полуокаймленные, 3.6—4.3 мкм в диам.

Волокнистые элементы представлены септированными и лишенными септ волокнистыми трахеидами со стенками толщиной до 2.5 мкм и окаймленными порами 2—6 мкм диам., расположенными на радиальных и тангенциальных стенках.

Аксиальная паренхима обильная, преимущественно диффузная; имеется метатрахеальная паренхима в виде коротких тангенциальных полосок из 1 ряда клеток и цепочки пограничной паренхимы из 3—4 клеток. Очень редко встречается скудно-вазицентрическая паренхима по 2—5 клеток вокруг сосудов. В тяже — по 2—4 клетки.

Лучи на тангенциальном срезе двух размеров: узкие и низкие 1(2)-рядные и высокие 2—6-рядные. Однорядные лучи сложены по высоте из 1—16 клеток. Лучи в основном гомогенные и изредка гетерогенные, II типа по Криббсу (Carlquist, 1988); на радиальном срезе однорядные лучи состоят из квадратных и стоячих клеток,

многорядные — из лежачих клеток и только иногда с одним краевым рядом квадратных или стоячих клеток.

У *S. sorbifolia* наблюдались сердцевинные повторения.

Род *Spiraea* L. (спирея, таволга). Изученный материал: *S. betulifolia, S. salicifolia, S. dahurica, S. media.*

Годичные кольца в древесине исследованных видов *Spiraea* отчетливые. Границы отличимы благодаря наличию 1 или нескольких рядов радиально сплюснутых толстостенных волокнистых элементов поздней древесины; кроме того, у *S. dahurica* (табл. I, *3*) — благодаря резкому различию размеров сосудов поздней и ранней зон двух соседних колец, а у *S. media* и *S. salicifolia* — благодаря расширению многорядных лучей при переходе из одного годичного кольца в другое. Граница годичных колец волнистая (за исключением *S. betulifolia* и *S. salicifolia*). У *S. dahurica* и *S. media* древесина полукольцесосудистая (до кольцесосудистой) с 1—2 рядами крупных сосудов в ранней зоне вдоль границы кольца, а у *S. betulifolia* (табл. I, *4*) и *S. salicifolia* — рассеянно-сосудистая. Большинство сосудов (64—89 %) одиночные, остальные парные и образуют радиальные, тангенциальные, реже диагональные цепочки по 3—5. На поперечном срезе древесины просветы сосудов по форме округлые и овальные. Толщина стенок сосудов 1.8—2.2 мкм. Перфорации простые; лишь у *S. salicifolia* иногда встречаются сетчатые (табл. I, *5*) и лестничные перфорации с числом перекладин до 6. Межсосудистая поровость очередная; поры овальные и округлые, иногда шестиугольные, 2.7—3.4 мкм в диам.; апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей полуокаймленные, 2.1—3.1 мкм в диам., по размеру и форме сходны с порами между сосудами. У *S. salicifolia*, а также на стенках узких сосудов вблизи сердцевины у *S. media* встречается спиральная штрихованность. У *S. media* имеются тиллы.

Встречаются 2 типа волокнистых элементов: волокнистые трахеиды и волокна либриформа; поры на радиальных и тангенциальных стенках 1—3 мкм в диам.; стенки толщиной до 3.8 мкм. Септированные волокнистые элементы встречаются только у *S. media*, иногда со слабо выраженной спиральной штриховатостью стенок (*S. salicifolia*).

Паренхима скудная, в основном диффузная, а также метатрахеальная в виде коротких полосок из 2—3 клеток. Встречается скудновазицентрическая паренхима из 2—3(4) клеток в обкладке.

Лучи на тангенциальном срезе двух размеров (табл. I, *6*): узкие и низкие 1(2)-рядные высотой 2—32 клетки и высокие широкие 3—7-рядные со слабо различимыми кроющими клетками. У *S. media* и *S. salicifolia* самые широкие лучи состоят из 13—14 клеток. На радиальном срезе однорядные лучи представлены только стоячими клетками, многорядные лучи — гетерогенные, II типа по Криббсу, состоят из лежачих и квадратных клеток с несколькими пограничными рядами клеток стоячих.

У *S. dahurica* наблюдались сердцевинные повторения.

Подсемейство *Maloideae*

Род *Cotoneaster* B. Ehrhart (кизильник). Изученный материал: *Cotoneaster melanocarpus.*

Годичные кольца отчетливые, границы их обозначены 1—3 рядами радиально сплюснутых толстостенных волокнистых элементов поздней зоны. Древесина рассеянно-сосудистая (иногда полукольцесосудистая). Просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу; их размеры плавно уменьшаются от ранней к поздней зоне кольца; на поперечном срезе древесины форма просветов угловатая и округлая (табл. II, *1*). Сосуды в основном одиночные (65—100 %), парные, остальные сгруппированы в радиальные и тангенциальные цепочки по 3. Толщина стенок сосудов до 2.5 мкм. Перфорации в основном простые, у узких сосудов иногда встречаются лестничные с 2—4 широкими перекладинами. Межсосудистая поровость

очередная, поры округлой и овальной формы 3.8—7.6 мкм в диам., апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей несколько мельче, 3.8—4.5 мкм в диам., полуокаймленные, с узким окаймлением со стороны сосуда. Спиральная штриховатость на стенках члеников сосудов хорошо выражена (табл. II, *2*) по всей их длине.

Волокнистые трахеиды толстостенные (2.5—3.8 мкм) со спиральной штриховатостью и окаймленными порами 5—7 мкм в диам. на радиальных и тангенциальных стенках. В распределении волокнистых трахеид наблюдалась ярусность.

Аксиальная паренхима обильная, диффузная и метатрахеальная, а также скудновазицентрическая по 2—7 клеток в обкладке в ранней зоне годичного кольца. В тяже по 2—5 паренхимных клеток.

Лучи на тангенциальном срезе 1—3-рядные. Однорядные лучи сложены по высоте из 2—11 клеток. На радиальном срезе однорядные лучи состоят только из квадратных (до слабо выраженных лежачих) клеток; 2—3-рядные лучи состоят из клеток лежачих с 1—6 рядами краевых квадратных клеток (гетерогенные, типы II, III). Встречаются агрегатные лучи.

В клетках лучевой паренхимы изредка встречаются призматические кристаллы.

Род *Malus* Mill. (яблоня). Исследованный вид: *Malus pallasiana*.

Годичные кольца отчетливые; границы их обозначены 1—4 рядами радиально сплюснутых толстостенных волокнистых элементов поздней зоны. Древесина рассеянно-сосудистая, нет заметной разницы в размерах сосудов ранней и поздней зон кольца. Просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу, форма их округлая. Сосуды в основном (66—100 %) одиночные, остальные парные или образуют радиальные и тангенциальные цепочки по 3. Толщина стенок сосудов 1.0—2.5 мкм. Перфорации в основном простые (табл. II, *3*), изредка встречаются сетчатые. Межсосудистая поровость очередная; поры округлой формы 4—8 мкм в диам., апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей немного мельче, 4—5 мкм в диам., с зауженным окаймлением. Иногда на стенках узких сосудов встречается спиральная штриховатость.

Волокнистые трахеиды имеют стенки средней толщины (1.5—1.8 мкм); поры 4—6 мкм диам. с хорошо выраженным окаймлением расположены на радиальных и тангенциальных стенках.

Аксиальная паренхима обильная: диффузная и метатрахеальная, а также скудновазицентрическая по 2—4 клетки в обкладке.

Лучи на тангенциальном срезе 1—2(3)-рядные. Однорядные лучи низкие, сложены по высоте из 2—6 клеток. Лучи на радиальном срезе в основном состоят из лежачих клеток (гомогенные), иногда с одним краевым рядом квадратных клеток (гетерогенные, тип II). Встречаются агрегатные лучи.

В клетках лучевой паренхимы встречаются призматические кристаллы.

Род *Sorbocotoneaster* Pojark. (рябинокизильник). Исследованный вид: *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*.

Годичные кольца отчетливые, границы их обозначены 2—3 рядами радиально сплюснутых толстостенных волокнистых элементов поздней зоны. Древесина рассеянно-сосудистая (до полукольцесосудистой). Просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу, в очертании округлые и слабоугловатые; размеры их при переходе от ранней зоны к поздней заметно уменьшаются (табл. II, *3*). Сосуды в основном одиночные, остальные парные и образуют тангенциальные и радиальные цепочки по 3 (табл. II, *4*). Стенки сосудов толщиной до 1.2 мкм. Перфорации в основном простые. Межсосудистая поровость очередная; поры 5—6 мкм диам. округлой и овальной формы, апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей мельче, 3.9—4.7 диам., округлые, полуокаймленные. Имеется спиральная штриховатость на стенках сосудов. Встречаются тиллы.

Волокнистые трахеиды имеют стенки средней толщины (до 2.1 мкм); поры

5—6 мкм диам. с хорошо выраженным окаймлением расположены на радиальных и тангенциальных стенках.

Аксиальная паренхима скудная, в основном диффузная и метатрахеальная, а также скудновазицентрическая по 2—3(4) клетки в обкладке.

Лучи на тангенциальном срезе 1—2(3)-рядные (табл. II, *5*). Однорядные лучи сложены по высоте из 1—8(10) клеток; на радиальном срезе состоят из квадратных и стоячих клеток; 2—3-рядные лучи состоят главным образом из лежачих клеток с 1(2) краевыми рядами квадратных клеток (гетерогенные, тип II).

Имеются сердцевинные повторения.

Род *Sorbus* L. (рябина). Изученный вид: *Sorbus sibirica.*

Годичные кольца отчетливые, границы их обозначены 2—4 рядами радиально сплюснутых толстостенных волокнистых элементов поздней зоны. Древесина рассеянно-сосудистая (до полукольцесосудистой). Просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу, форма их округлая и овальная (до слабоугловатой). Наиболее крупные просветы в средней части кольца. Сосуды одиночные и парные (58—100 %), а также в тангенциальных и диагональных (редко радиальных) цепочках по 3. Стенки сосудов толщиной до 2.5 мкм. Перфорации в основном простые, иногда встречаются сетчатые (табл. II, *6*) и лестничные с числом перекладин до 3. Межсосудистая поровость очередная; поры шестиугольной, округлой и овальной формы, 4—6 мкм в диам., апертура щелевидная. Поры между сосудами и клетками лучей существенно мельче, 1.9—2.9 мкм в диам., округлой формы. Спиральная штриховатость на стенках сосудов хорошо выражена. Встречаются тиллы.

Волокнистые трахеиды септированные и лишенные септ, со стенками средней толщины (до 2.5 мкм). Поры 4—7(9) мкм в диам. с хорошо выраженным окаймлением расположены на радиальных и тангенциальных стенках.

Аксиальная паренхима в основном диффузная и метатрахеальная, а также скудновазицентрическая по 2—4(8) клеток в обкладке. В тяже по 2—8 паренхимных клеток.

Лучи на тангенциальном срезе 1—3-рядные. Однорядные лучи сложены по высоте из 1—12 клеток; на радиальном срезе состоят из лежачих (изредка квадратных) клеток; 2—3-рядные лучи гомогенные, состоят из лежачих клеток, иногда с 1(2) краевыми рядами квадратных клеток (гетерогенные, тип II).

В клетках лучевой паренхимы встречаются призматические кристаллы.

Наблюдались сердцевинные повторения.

Обсуждение результатов

Из приведенного выше анатомического описания следует, что древесина изученных видов подсем. *Spiraeoideae* имеет ряд общих признаков: волнистая граница годичных колец; перфорации в основном простые; спиральная штриховатость стенок сосудов и волокнистых элементов отсутствует (за исключением *Spiraea salicifolia*); последние имеют поры на тангенциальных и радиальных стенках; лучи двух размеров: узкие и низкие 1(2)-рядные и высокие широкие 3—5(7)-рядные. Вместе с тем древесины родов *Sorbaria* и *Spiraea* несколько различаются (табл. 1). Так, у *Sorbaria* сосуды крупнее, густота сосудов ниже, более обильная аксиальная паренхима, более низкие, в основном гомогенные, многорядные лучи, волокнистые элементы состоят только из волокнистых трахеид; в то же время у *Spiraea* лучи гетерогенные, а волокнистые элементы состоят из волокнистых трахеид и волокон либриформа. Древесина представителей подсем. *Maloideae* также имеет сходные черты строения: высокое содержание одиночных сосудов; волокнистые элементы состоят только из волокнистых трахеид с крупными порами на радиальной и тангенциальной стенках; обильная аксиальная паренхима; короткие (не длиннее 600 мкм) 1—3-рядные лучи. Трудно выделить индивидуальные ключевые анатомические характеристики для изученных видов подсем. *Maloideae*. Исключение составляет *Cotoneaster melanocar-*

pus, отличающийся наличием спиральной штриховатости на стенках волокнистых элементов и самыми низкими (в среднем ниже 300 мкм) лучами. По одной характеристике — структуре лучей — изученные виды подсемейства делятся на 2 группы: 1) *Sorbus sibirica* и *Malus pallasiana* имеют преимущественно гомогенные многорядные лучи; 2) *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* имеют гетерогенные лучи, состоящие из лежачих клеток с 1—6 краевыми рядами квадратных клеток. Другие индивидуальные отличительные признаки не столь однозначны и встречаются в изученных древесинах спорадически.

По условным критериям оценки степени изменчивости признаков, предложенным М. У. Умаровым и Е. С. Чавчавадзе (1990), древесина изученных видов обоих подсемейств в целом характеризуется средним и высоким уровнями изменчивости большинства анатомических признаков, причем показатели древесины представителей подсем. *Spiraeoidea* имеют бóльшую вариабельность (табл. 1, 2). Наименьшей изменчивостью показателей отличается древесина *Malus pallasiana* (коэффициент вариации V < 20 % для 3 признаков из рассматриваемых 10) и *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (V < 40 % для всех 10 признаков); наибольшая вариабельность признаков у *Spiraea dahurica* (V > 40 % для 4 признаков из 10). У представителей обоих подсемейств наименьшей вариабельностью отличается содержание одиночных сосудов в поле зрения (минимальное значение V = 9.9 % у *Malus pallasiana*), наибольшей — высота лучей (максимальное значение V = 102.2 % у *Spiraea salicifolia*). В группу наименее изменчивых признаков (V ⩽ 20 %) кроме содержания одиночных сосудов входят: длина волокнистых элементов (*Sorbaria pallasii*, *S. sorbifolia*, *Spiraea betulifolia*), густота сосудов (*S. betulifolia*) и число лучей на 1 мм (*S. dahurica*) для подсем. *Spiraeoideae*; длина волокнистых элементов (*Cotoneaster melanocarpus*), густота сосудов (*Malus pallasiana*), число лучей на 1 мм (*Malus pallasiana* и *Sorbus sibirica*) для подсем. *Maloidea*. В группу с очень высоким уровнем варьирования (V > 40 %) кроме высоты лучей входят: густота сосудов (*Sorbaria pallasii*, *S. sorbifolia*), средняя длина членика сосудов (*Spiraea dahurica*) и размеры просветов сосудов (у всех видов подсем. *Spiraeoideae*, за исключением *Spiraea salicifolia*). Изменчивость признаков в нашем случае складывалась из варьирования признаков внутри одной особи и между особями. Первое может быть связано с различными условиями дифференцировки и формирования элементов ксилемы в течение сезона роста в разных участках ствола, а второе — с индивидуальными особенностями растений и разными условиями микросреды.

Как показал качественный и количественно-анатомический анализ, древесина изученных видов из субарктической зоны Сибири, несмотря на сходство, отличается по строению от древесин родственных видов из более теплых климатических условий. Так, у древесины представителей рода *Sorbaria* из Китая (Zhang, Baas, 1992) в отличие от таковой с севера Сибири нет септированных волокнистых трахеид, многорядные лучи гораздо шире (до 13 клеток в ширину, в то время как у субарктических видов *Sorbaria* — до 7); у *S. sorbifolia* из Китая в отличие от субарктического вида кроме простых спорадически встречались множественные перфорации.

У древесины *Spiraea media* с севера Сибири встречаются тиллы, *S. salicifolia* и *S. media* вблизи сердцевины имеется спиральная штриховатость на стенках сосудов, у *S. salicifolia* — слабо выраженная спиральная штриховатость на стенках трахеид; перечисленные признаки отсутствовали у этих видов спиреи из Китая (Zhang, Baas, 1992) и Западной Европы (Schweingruber, 1990a, b).

У *Cotoneaster melanocarpus* с севера Сибири многорядные лучи в среднем в 1.8 раз выше, а членики сосудов в 1.8 раз короче, чем у других видов рода *Cotoneaster* из Китая (Zhang, Baas, 1992). Исключительно простые перфорации имеет древесина китайских и западноевропейских представителей рода *Cotoneaster* (Schweingruber, 1990a, b; Zhang, Baas, 1992); между тем древесина субарктического *C. melanocarpus* кроме простых имеет также лестничные перфорации. По описанию P. Greguss (1959), у древесины этого рода из Европы волокнистые элементы состоят из волокнистых трахеид и волокон либриформа, а по результатам цитируемых выше авторов, у 2 видов

из Китая и у 7 видов рода *Cotoneaster* из Западной Европы имеются только волокнистые трахеиды, что наблюдалось и у *C. melanocarpus* с севера Сибири.

C. Metcalfe и L. Chalk (1950) древесину рода *Malus* характеризуют как кольцесосудистую до полукольцесосудистой, в то же время у 13 родственных видов из Китая (Zhang, Baas, 1992), у 2 видов из Западной Европы (Schweingruber, 1990) и у *M. pallasiana* с севера Сибири древесина рассеянно-сосудистая. S.-Y. Zhang и P. Baas (1992) у 4 видов рода *Malus* наблюдали исключительно простые, а у 5 видов — преимущественно множественные перфорации. У *M. pallasiana* с севера Сибири кроме простых иногда встречаются множественные перфорации и в отличие от древесины *Malus* из Китая имеется спиральная штриховатость на стенках узких сосудов. Анализ размеров анатомических элементов показал, что в среднем густота сосудов у *M. pallasiana* с севера Сибири в 1.5 раза выше, сосуды в 1.6 раз у́же, членики сосудов почти в 3 раза короче, чем у *M. baccata* (L.) Borkh. из Китая.

У древесины субарктического вида *Sorbus sibirica* густота сосудов в среднем в 2 раза выше, а их членики в 2.2 раза короче, чем у других видов *Sorbus* из Китая (Zhang, Baas, 1992).

Различия качественных и количественных характеристик древесины субарктических видов и древесин родственных видов из более теплых мест обитания могут быть обусловлены адаптивной нормой реакции на климатические условия. Так, наблюдаемое в субарктических условиях обитания увеличение густоты сосудов при уменьшении площади их поперечного сечения, очевидно, вызвано более напряженными условиями водообмена по сравнению с условиями Китая (Zhang, Baas, 1992). Действительно, растения на вечной мерзлоте испытывают дефицит влаги из-за малой глубины оттаивания почвы, а транспирация, одинаково интенсивная, происходит там круглые сутки в течение сезона вегетации. Все это не может не сказаться на строении водопроводящей ткани. В узких сосудах бо́льшая часть находящейся в них воды является связанной (Чудинов, 1984), что, во-первых, обеспечивает непрерывность в них столба воды и таким образом препятствует эмболии, а во-вторых, понижает температуру ее замерзания (Бенькова, Чудинов, 1990).

Выводы

1. Древесина изученных видов в целом характеризуется средней и высокой степенями изменчивости большинства количественных анатомических признаков, причем древесина представителей подсем. *Spiraeoidea* отличается большей их вариабельностью.

2. Наименьшую степень изменчивости имеют признаки у древесины *Malus pallasiana* и *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, а наибольшую — у *Spiraea dahurica*.

3. У представителей обоих подсемейств наименьшей вариабельностью характеризуется содержание одиночных сосудов от общего их числа в поле зрения (минимальное значение коэффициента вариации V = 9.9 % у *Malus pallasiana*) и наибольшей — высота лучей (максимальное значение V = 102.2 % у *Spiraea salicifolia*).

4. Анатомические признаки древесины изученных видов с севера Сибири отличаются рядом особенностей от таковых родственных видов из более теплых мест произрастания, что скорее всего связано с адаптацией растений к экстремальным условиям обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бенькова В. Е., Чудинов Б. С. Диэлектрическая релаксация во влажной древесине. 5. Уравнение состояния сорбированной древесиной воды // Химия древесины. 1990. № 1. С. 97—101.

Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины. М., 1950. С. 103—109.

Габриэлян Э. Ц. Строение древесин западноазиатских видов рода *Sorbus* L. // Биол. журн. АрмССР. 1971. Т. 24. № 2. С. 45—53.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Новрузова З. А. Водопроводящий комплекс древесных и кустарниковых растений в связи с экологией. Баку, 1968. 230 с.

Новрузова З. А., Гаджиев Г. Г. Сравнительная морфология и анатомия розоцветных Азербайджанской ССР // Изв. АН АзССР. Серия биол. и мед. наук. 1974. Вып. 5—6. С. 9—14.

Поздняков Л. К. Лес на вечной мерзлоте. Новосибирск, 1983. 96 с.

Снежкова С. А. Анатомические характеристики древесины видов *Sorbus* прибрежной зоны СССР // Лесной журн. 1977. № 2. С. 164—165.

Туманян С. А. Анатомические характеристики рода *Sorbus* // Труды Института леса АН СССР. М., 1949. Т. 4. С. 85—90.

Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Структурные изменения древесины *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) в связи с условиями обитания // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 675—682.

Чудинов Б. С. Вода в древесине. Новосибирск 1984. 270 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., 1954. 337 с.

Яшкевич Р. Т. Особенности анатомического строения древесины некоторых видов розоцветных // Бот. журн. 1956. Т. 41. С. 1172—1177.

Carlquist S. Comparative wood anatomy. Berlin etc., 1988. 436 p.

Fahn A., Werker E., Baas P. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. Jerusalem, 1986. 221 p.

Greguss P. Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Budapest, 1959. 330 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of Dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 2. 1500 p.

Schweingruber F. H. Tree-rings. Basics and applications in dendrochronology. Reidel, Dortrecht, 1988. 276 p.

Schweingruber F. H. Anatomy of european woods. Bern etc., 1990a. 800 p.

Schweingruber F. H. Microscopic wood anatomy. Birmensdorf, 1990b. 226 p.

Wheeler E. A., Baas P., Gasson P. E. IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. n. s. 1989. Vol. 10. N 3. P. 219—332.

Zhang S.-Y., Baas P. Wood anatomy of trees and shrubs from China. III. *Rosaceae* // IAWA Bull. n. s. 1992. Vol. 13. N 1. P. 21—91.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 28 VIII 1995

SUMMARY

The wood anatomy of six species belonging to two genera of the *Spiraeoideae* Agardh (*Sorbaria pallasii* (G. Don. fil.) Pojark., *S. sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea betulifolia* Pall., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. media* Fr. Schmidt, *S. salicifolia* L.) and four species belonging to four genera of the *Maloideae* Weber (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Malus pallasiana* Jus., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Sorbus sibirica* Hedl) from the subarctic zone of Siberia, is described. The structural diversity is documented in a survey of characters, generic description, photos and tables. *Sorbaria pallasii*, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Spiraea betulifolia* and *S. dahurica* have been characterized anatomically for the first time.

Most of wood anatomical elements of all investigated species have middle and high level of its variability. The anatomical features of *Malus pallasiana* and *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* show the lowest variability and those of *Spiraea dahurica* have the highest one. In both subfamiliers the proportion of solitary vessels shows the lowest variability, and the ray height shows the highest one.

Wood anatomical features of north-Siberian *Sorbaria* and *Spiraea* are similar to the species from warmer regions. However, they have some distinctions. For example, the subarctic *Sorbaria* has more narrow multiseriate rays and septate fibers in addition to non-septate ones; in *Spiraea media* tyloses are formed in the vessels; *S. media* and *S. salicifolia* have helical thickening in the vessels and *S. salicifolia* has helical thickenings in the fibre-tracheids, *Cotoneaster melanocarpus* has higher multiseriate rays and scalariform perforation plates; *Malus pallasiana* has shorter vessel elements and narrower vessels; *Sorbus sibirica* also has shorter vessel elements and less frequent vessels. These differences are likely the result of ecological adaptation of their xylem.

УДК 581.15 : 582.632 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Е. В. Банаев

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОПУШЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *ALNUS HIRSUTA* (*BETULACEAE*) В СИБИРИ И НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

E. V. BANAYEV. VARIATION OF PUBESCENCE OF VEGETATIVE ORGANS IN *ALNUS HIRSUTA* (*BETULACEAE*) IN SIBERIA AND ON THE FAR EAST

Исследована изменчивость опушения листьев и молодых стеблей *Alnus hirsuta* в 26 природных популяциях на территории Сибири и Дальнего Востока России. Выявлены закономерности в изменчивости признака на различных уровнях. Показана невозможность использования опушения в качестве диагностического признака при обосновании видовой самостоятельности *Alnus sibirica*.

Опушение вегетативных органов растений часто используется систематиками в качестве диагностического признака. В роде *Alnus* Mill. по образцам, собранным Н. С. Турчаниновым в Забайкалье, были описаны 2 вида, территориально произрастающих совместно, но различающихся степенью опушения листьев и молодых стеблей. Сильно опушенные формы были названы *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (ольха пушистая), а голые — *A. sibirica* (Spach) Fisch. ex Kom. (ольха сибирская). Как самостоятельные виды они приводятся практически во всех «определителях» и «флорах» (Крылов, 1930; Комаров, 1936; Ярмоленко, 1937; Воробьев, 1968; Черепанов, 1981, и др.). В то же время многие исследователи указывают на слабые морфологические различия этих видов (Попов, 1959; Воробьев и др., 1966; Скворцов, 1974; Водопьянова, 1979; Ворошилов, 1982) или считают, что *A. sibirica* является синонимом *A. hirsuta* (Коропачинский, 1983; Шемберг, 1992).

В настоящей работе приводятся результаты изучения изменчивости опушения вегетативных органов ольхи в природных популяциях на территории Сибири и Дальнего Востока России, показываются особенности формирования признака и дается оценка его диагностической значимости.

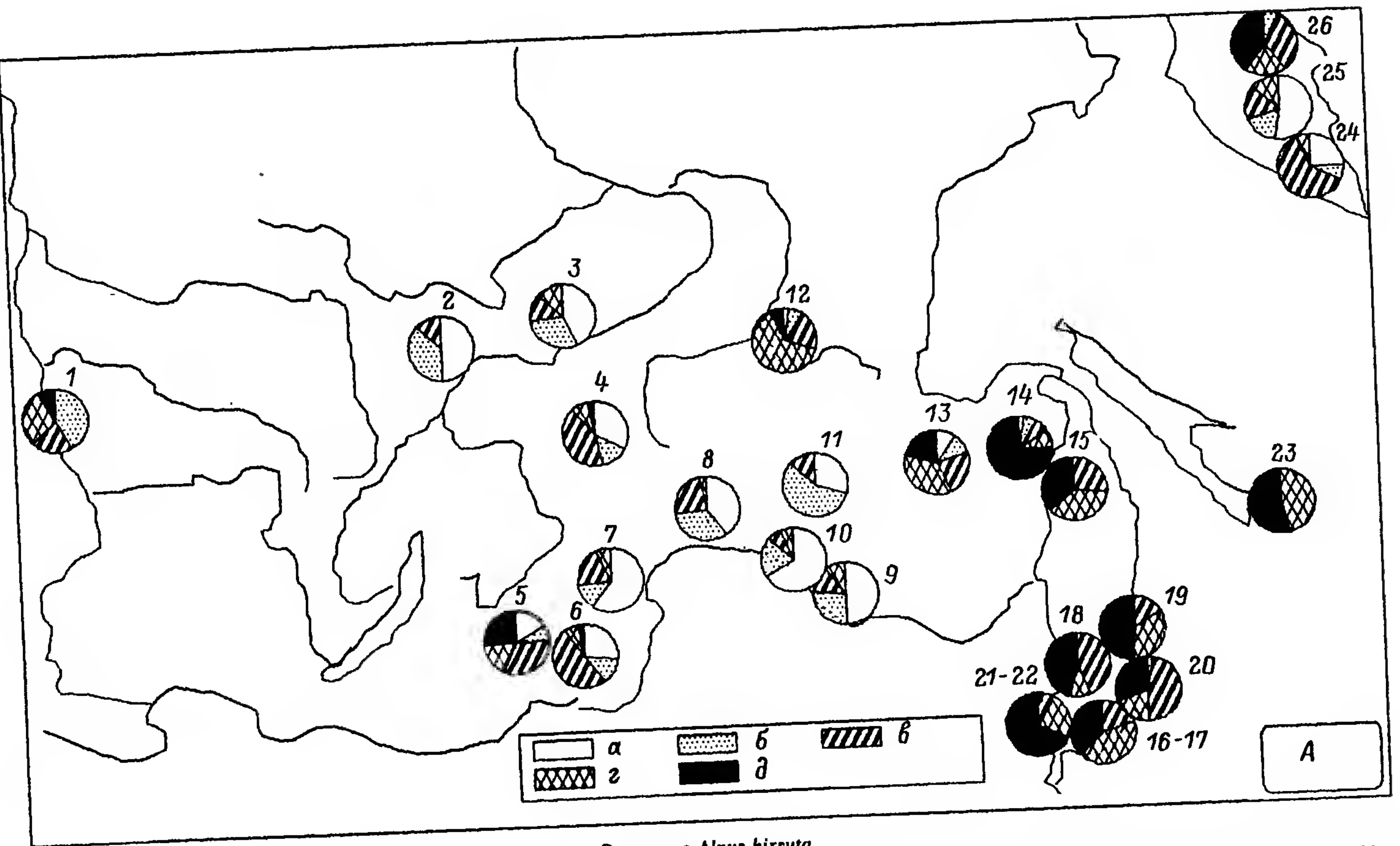
Материал и методика

Материал для исследования был собран в 26 популяциях, охватывающих весь регион, в пределах которого указываются *A. hirsuta* и *A. sibirica* (номера популяций приведены на рисунке). Полевые работы проводили в конце вегетационного периода в августе—сентябре, когда листья ольхи полностью сформированы. Объем выборки в каждой популяции составлял не менее 30 экземпляров, находящихся в средневозрастном генеративном состоянии. Согласно методике исследования внутривидовой изменчивости древесных растений, разработанной С. А. Мамаевым (1972, 1975), анализировали 3 формы изменчивости — эндогенную, индивидуальную и межпопуляционную. Для анализа эндогенной формы изменчивости с модельных деревьев срезали по 5 веток из нижней, средней и верхней периферических частей кроны южной экспозиции. Оценивали опушение нижней и верхней сторон листьев и молодых стеблей. Степень развития волосков на органах определяли по пятибалльной шкале: 0 — голые (полное отсутствие волосков), 1 — единично опушенные (отдельно стоящие волоски), 2 — резко опушенные (волоски рассеяны по поверхности), 3 — густо опушенные (волоски покрывают 50 % поверхности), 4 — шерстисто опушенные (волоски покрывают 100 % поверхности).

Результаты и их обсуждение

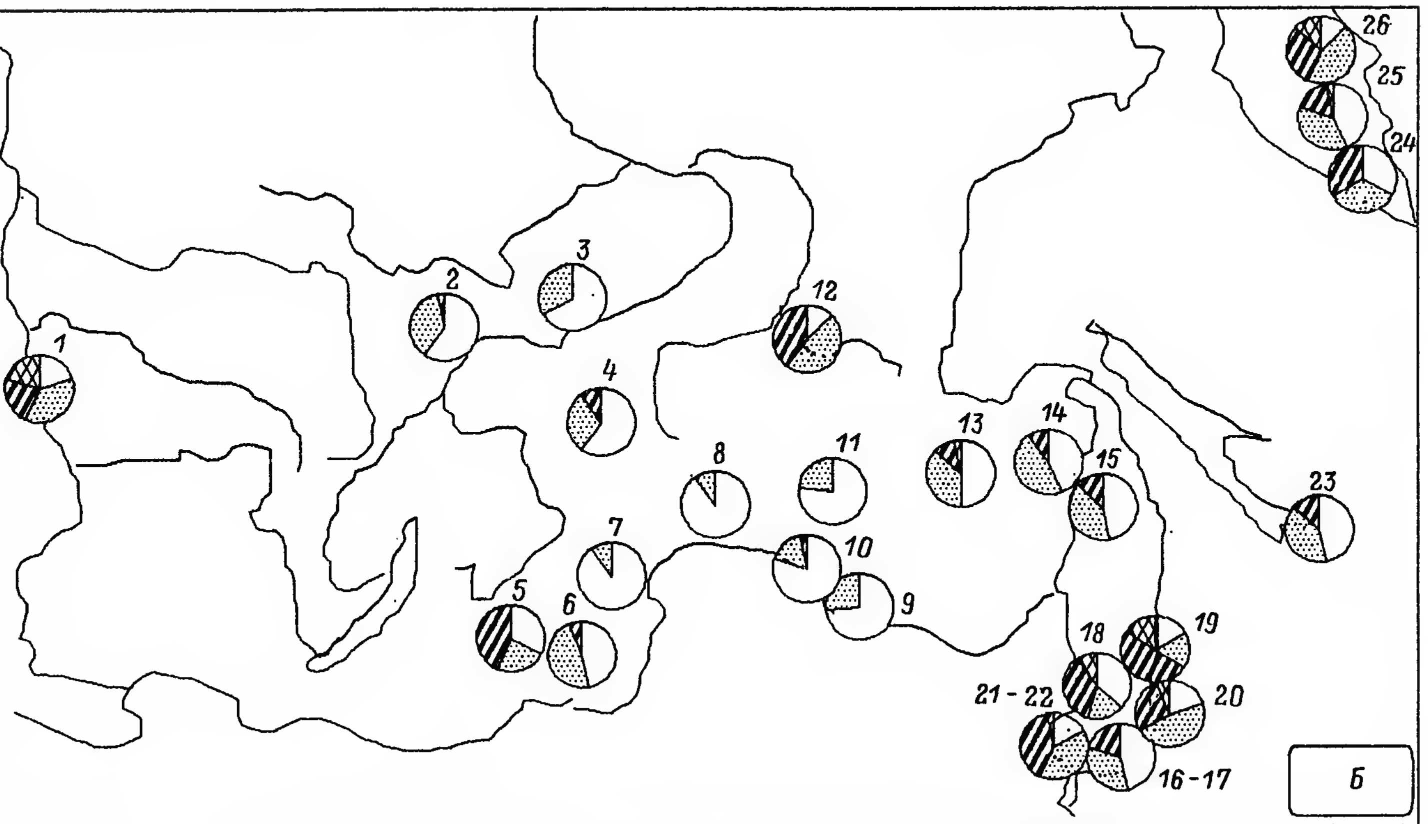
Эндогенная изменчивость

Опушение листьев. Волоски, если они присущи данному дереву, встречаются на верхней и нижней сторонах листа. Они в большем или меньшем количестве присутствуют не только на жилках (где они обильнее), но и между ними. Волоски

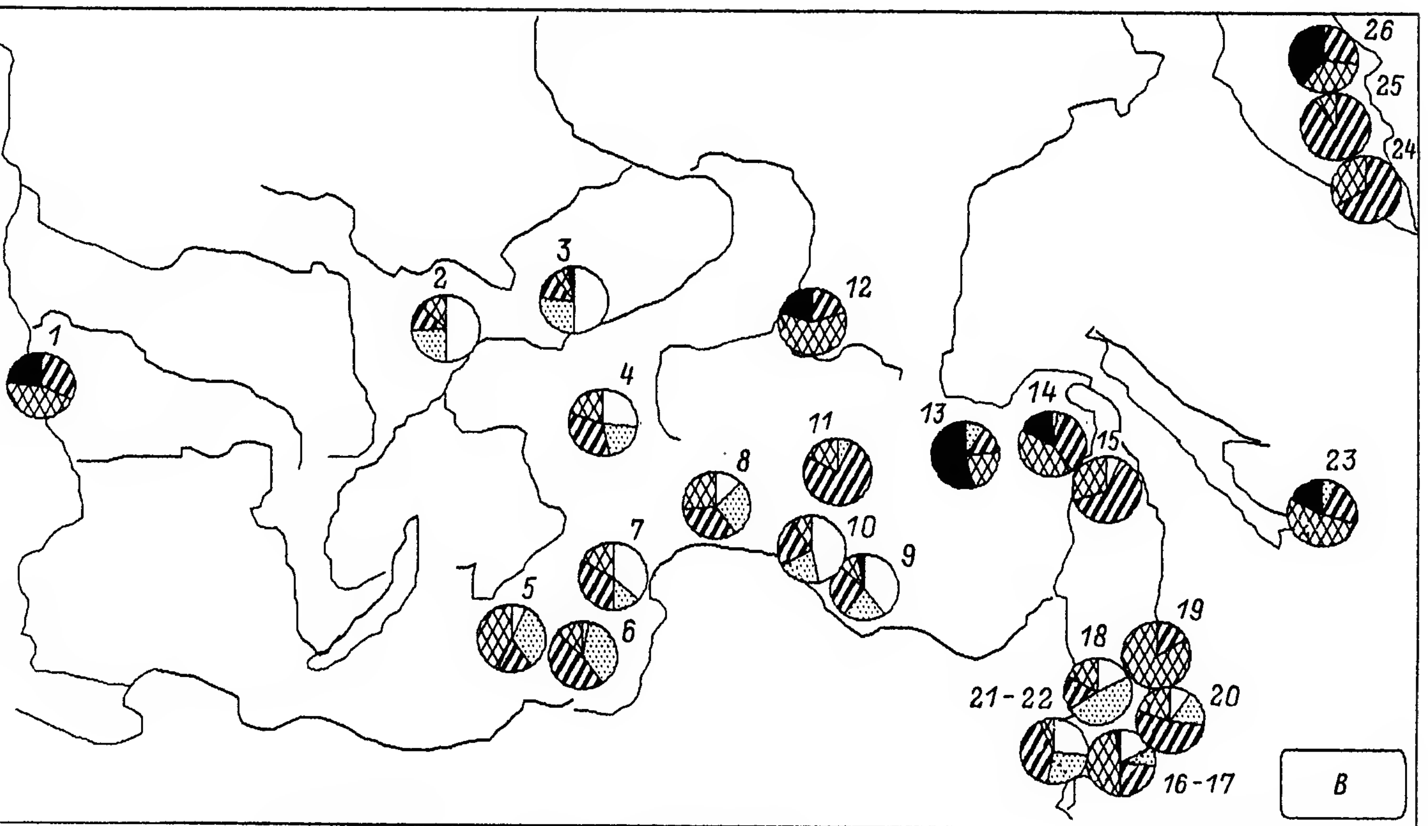


Опушение *Alnus hirsuta*.

А — нижняя сторона листьев, *Б* — верхняя сторона листьев, *В* — молодые побеги. Опушение: *а* — отсутствует, *б* — единичное, *в* — редкое, *г* — густое, *д* — шерстистое. *1—26* — номера популяций.



Продолжение рисунка.



Продолжение рисунка.

одноклеточные, двух типов: 1) длинные извивающиеся толстостенные; 2) короткие тонкостенные.

По степени опушения листьев на эндогенном уровне нами обнаружена закономерная изменчивость.

1. С нижней стороны сильнее опушены листья, расположенные в основании молодых побегов. По мере продвижения к верхушке побегов, как правило, опушенность нижней стороны листьев уменьшается. Характер изменения степени опушения у разных деревьев различен. Встречаются экземпляры, у которых снижения опушения практически не наблюдается или оно несущественно, например: нижний лист шерстисто опушенный, а верхний — густоопушенный; у некоторых оно значительное, но постепенное (от листа к листу опушение нижней поверхности может снизиться от 4 баллов до 1 (0), от 3 до 0 и т. д.); встречаются также особи, у которых отмечается резкое снижение опушенности листьев, когда нижний лист шерстисто опушен, а соседний с ним голый.

2. С верхней стороны листья нижней части молодого побега *A. hirsuta* менее опушены, чем верхние. Усиление опушенности постепенное, незначительное и не превышает 1—2 баллов по предложенной шкале.

Эти особенности характерны и для удлиненных, и для укороченных побегов.

Казалось бы, полученные данные противоречат высказываниям других исследователей относительно высокой стабильности качественных признаков в пределах особи (Петров, 1975; Шемберг, 1986), однако только на первый взгляд. Дело в том, что «сравниваемой единицей» должен быть не отдельно взятый лист, а весь молодой побег, в пределах которого и реализуется генетическая программа путем последовательного повторяющегося развития листьев различного порядка. Действительно, при сравнении побегов между собой обнаруживается, что тот или иной характер изменения степени опушения листьев постоянен для всех побегов конкретного дерева независимо от их расположения в кроне, поэтому и опушенность определенных листьев в пределах особи остается неизменной.

Вышесказанное наглядно иллюстрирует необходимость тщательного подхода к отбору исходного материала, пренебрежение которым может привести к серьезным методическим и таксономическим ошибкам.

В дальнейшем степень опушения мы оценивали только на листьях, расположенных в нижней части молодых побегов.

Опушение молодых побегов. На молодых побегах ольхи встречаются волоски двух типов — короткие и длинные. Они одноклеточные со значительной полостью, часто имеют одну вторичную перегородку. Короткие волоски всегда прозрачные и имеют вид беловатого чешуйчатого налета, длинные бывают от прозрачных до светло-коричневых. Рыжий цвет волосков наблюдался нами у небольшого числа образцов *A. hirsuta* (не более 5 %) лишь в двух популяциях (*13* и *14*). Цвет волосков обусловлен наличием в их полости смолистых окрашенных веществ.

В кроне дерева тип волосков, их цвет и степень развития на молодых побегах не варьируют. У разных экземпляров они могут быть опушены только короткими, только длинными или теми и другими волосками.

С увеличением возраста интенсивность опушения резко снижается. Даже у шерстисто опушенных форм *A. hirsuta* побеги 2-го года голые либо опушены редкими короткими волосками. Это происходит в связи с тем, что с возрастом с побегов ольхи слущивается эпидермис с волосками, пробка становится более интенсивно окрашенной и более мощной (Никитин, Панкова, 1982).

Индивидуальная и межпопуляционная изменчивость

Опушение нижней стороны листьев. Практически во всех популяциях нами обнаружена значительная индивидуальная изменчивость степени опушения нижней поверхности листьев (см. рисунок; см. таблицу-вклейку).

Наименьшая вариабельность признака отмечена на Сахалине (*23*), где 100 % особей имеют густо и шерстисто опушенные листья; в 5 популяциях Приморского края (*16, 17, 19, 21, 22*), в которых наряду с густо и шерстисто опушенными листьями от 7 до 20 % деревьев имеют листья с редким опушением, а также в популяциях *2* из Якутии и *11* из Амурской обл. Правда, в двух последних популяциях доминируют формы с голыми и единично опушенными листьями, которых насчитывается 87 %. Во всех остальных популяциях встречаются как слабо, так и сильно опушенные формы с разной долей участия тех или иных в составе популяций.

Наибольшей полиморфностью рассматриваемого признака отличаются 6 популяций: *4* и *12* из Якутии, *5* и *6* из Читинской обл., а также *13* и *14* из Хабаровского края. В них нами обнаружен весь спектр форм — от голых до шерстисто опушенных.

Очевидно, что между уровнем изменчивости признака и географическим положением популяций отсутствует какая-либо связь в отличие от процентного соотношения тех или иных форм в популяциях. Так, налицо увеличение интенсивности опушения нижней стороны листьев и доли участия в популяциях сильно опушенных форм при продвижении от центра ареала вида, особенно эта закономерность выражена в восточном и юго-восточном направлениях.

Все восточные популяции (*12—26*), кроме двух Камчатских (*24, 25*), имеют в своем составе более 50 % особей с густым и шерстистым опушением нижней стороны листьев, причем на юге Приморья из популяций полностью исчезают голые и единично опушенные экземпляры (кроме популяции *20*). Сравнение между собой приморских популяций позволяет отметить, что повышение количества редко опушеиных форм не зависит от того, где расположена популяция — в глубине материка или непосредственно на морском побережье; так, их число в популяциях *18* и *20*, расположенных на различном расстоянии от побережья, приблизительно равно и составляет 44 и 47 % соответственно.

В популяциях *2—4* и *7—11* доминируют слабо опушенные формы. В их составе насчитывается от 46 (4) до 87 % (*2, 9—11*) деревьев с голыми или опушенными лишь отдельно стоящими волосками листьями. Шерстисто опушенных форм в этих популяциях нами не обнаружено, за исключением популяции *4*, где они составляют всего 3 %. Доля густо опушенных форм также невелика: от 3 % в популяции *8* до 13 % в популяции *3*. В популяциях *2* и *11* густо и шерстисто опушенные формы полностью отсутствуют. Популяции *1, 5* и *6*, расположенные на западной и юго-западной границе ареала *A. hirsuta*, имеют в своем составе практически весь спектр форм, причем соотношение слабо и сильно опушенных экземпляров в них приблизительно одинаково: в популяции *1* первые составляют 43 %, вторые — 38 %, в популяции *5* — 24 и 43 % соответственно. В популяции *6* особи имеют редкое опушение листьев — 50 %.

Необходимо отметить, что среднее проявление признака (редкое опушение) характерно для всех популяций, кроме популяции *23*, и составляет от 7 до 60 %.

На Камчатке наблюдается сложная картина по анализируемому признаку. В самой северной популяции (*26*) голые экземпляры отсутствуют, а единично опушенные составляют лишь 7 %, сильно опушенных форм насчитывается 60 %. В популяции *25*, напротив, преобладают слабо опушенные формы (70 %), а густо опушенные составляют лишь 13 %. Объяснить такое распределение особей географическим положением популяций и влиянием климатических факторов не представляется возможным, так как обе расположены в центральной части полуострова в сходных условиях и отделены от побережья справа и слева Срединным и Восточным хребтами. Более того, в популяции *24*, расположенной не далее чем в 20 км от Авачинской губы, доминируют промежуточные формы (60 %).

Таким образом, все исследованные камчатские популяции полиморфны по данному признаку, и нельзя согласиться с высказыванием С. К. Черепанова (1966) о том, что большинство камчатских экземпляров *A.hirsuta* отличается от типичных (даже если типичными считать лишь сильно опушенные формы) листьями, опушенными

только снизу по жилкам, и с его предположением о том, что они, возможно, составляют самостоятельную географическую расу, хотя увеличение слабо опушенных форм на Камчатке по сравнению с другими восточными районами им было подмечено верно.

Опушение верхней стороны листьев. По степени опушения верхней стороны листа наблюдается меньшая индивидуальная изменчивость, чем по опушенности нижней стороны. Как видно на рисунке, шерстистое опушение на верхней стороне листа *A. hirsuta* не развивается, а густое опушение обнаружено нами лишь в 8 популяциях (*1*, *13*, *18—20*, *22*, *25*, *26*). Наибольшее число густо опушенных форм (20 %) наблюдалось в самой западной популяции (*1*) в Красноярском крае, а наименьшее (3 %) — на Камчатке (*25*), в Хабаровском крае (*13*) и в Приморье (*22*). Эти 8 популяций проявляют наибольшую изменчивость по данному признаку. Наименьшей индивидуальной изменчивостью отличаются популяции Читинской (*7*) и Амурской (*8*, *9*, *11*) областей, в которых все экземпляры имеют либо голые с верхней стороны листья, либо на их поверхности встречаются лишь отдельно стоящие волоски. Необходимо отметить, что формы со слабым опушением присутствуют во всех 26 популяциях и, как правило, доминируют. Исключение составляют лишь 2 популяции из Приморья (*17*, *19*), где 50 % особей имеют промежуточный характер проявления данного признака.

Анализируя данные по изменчивости опушения нижней и верхней сторон листа *A. hirsuta*, необходимо подчеркнуть их сопряженность. Как правило, чем интенсивнее опушена нижняя сторона листа, тем сильнее опушена и его верхняя сторона. Легко заметить, что число форм с большей интенсивностью опушения верхней поверхности листа возрастает в восточных популяциях (*12—26*), а также в двух западных (*1*, *5*). Таким образом, по данному признаку прослеживается та же закономерность, что и по предыдущему, — число слабо опушенных форм доминирует в популяциях из центра ареала.

Опушение молодых стеблей. Обычно на индивидуальном уровне наблюдается сопряженность в изменчивости опушения молодых стеблей и листьев. Это свойство характерно для всех популяций, расположенных в глубине материка (*1—15*) (см. рисунок), где индекс опушения молодых стеблей либо равен таковому у листьев, либо немного ниже. Например, шерстисто опушенные с нижней стороны листья находятся на шерстисто или густо, иногда редко опушенных стеблях; густо опушенные листья на густо и редко опушенных стеблях и т. д. Заметно также, что деревья с шерстисто опушенными стеблями встречаются реже, чем с шерстисто опушенными листьями. Они обнаружены только в 9 популяциях. Наибольшее их число (54 %) отмечено в популяции *13* Хабаровского края. Больше всего особей с голыми стеблями наблюдается в центре ареала *A. hirsuta* — от 40 до 50 % (*2*, *3*, *9*, *10*).

Корреляция между опушением листьев и опушением стеблей заметно нарушается в Приморье и на Камчатке. Все приморские популяции, кроме популяции *19*, имеют в своем составе деревья с голыми или опушенными отдельно стоящими волосками стеблями, а голых с нижней стороны листьев у них нами не обнаружено. Очень часто в Приморье у *A. hirsuta* шерстисто опушенные листья находятся на совершенно голых стеблях. Количество форм со слабо опушенными стеблями в этих популяциях значительно — от 27 % в популяции *16* до 64 % в популяции *21*. Также в популяции *23* с Сахалина 30 % экземпляров имеют на стеблях единичное или редкое опушение, а 100 % листьев густо и шерстисто опушены.

На Камчатке ситуация противоположная: голые и единично опушенные стебли там не встречаются, а листья с таким типом опушения нижней поверхности в популяциях *24* и *25* составляют 33 и 70 % соответственно.

Какой-либо зависимости степени опушения стеблей от местоположения популяций в Приморском крае проследить не удалось. Например, в популяции *19* число густо опушенных стеблей составляет 83 %, а в популяции *20* — только 20 %, хотя они обе расположены на побережье.

Во всех 26 исследованных популяциях встречаются образцы, у которых опушение

стеблей имеет промежуточный характер, причем доля этих образцов в составе популяций значительна — от 13 до 90 %.

Подводя итог вышесказанному, следует отметить высокий уровень изменчивости признака «опушение» у *A. hirsuta* как внутри популяций, так и на межпопуляционном уровне. В зависимости от интенсивности развития волосков на вегетативных органах растения и различных вариантов сочетания опушения внутри *A. hirsuta* можно выделить множество форм. Ввиду этого опушение невозможно использовать в качестве диагностического признака при выделении *A. sibirica* в самостоятельный вид. А так как данный признак является основным при разделении этих видов, нужно признать необоснованность возведения *A. sibirica* в ранг вида и считать его синонимом *A. hirsuta*.

Относительно причин закрепления в популяциях голых или сильно опушенных форм *A. hirsuta* у нас однозначного ответа нет. Возможно, что данный признак скоррелирован с каким-либо адаптивным свойством. Хотя само по себе опушение вегетативных органов *A. hirsuta*, вероятнее всего, не имеет какого-либо прямого адаптивного значения на современном этапе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водопьянова Н. С. Семейство *Betulaceae* — Березовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 263—270.

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер И. А. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 491 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Комаров В. Л. Род ольха — *Alnus* Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 306—319.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 383 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. С. 719—979.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.

Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975. С. 3—14.

Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., 1982. 768 с.

Петров С. А. Исследование внутрипопуляционной изменчивости признаков древесных растений в связи с вопросами лесной селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1975. 54 с.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1959. Т. 2. 917 с.

Скворцов А. К. Семейство *Betulaceae* — Березовые // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. С. 187—193.

Черепанов С. К. Сем. *Betulaceae* S. F. Gray // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1966. Вып. 5. С. 119—138.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Шемберг М. А. Береза каменная. Новосибирск, 1986. 175 с.

Шемберг М. А. Сем. *Betulaceae* — Березовые // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 61—70.

Ярмоленко А. В. Сем. *Betulaceae* — Березовые //Флора Забайкалья. М.; Л., 1937. Вып. 3. С. 236—242.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 30 VII 1996

SUMMARY

Variation of pubescence of leaves and young stems of *Alnus hirsuta* in 26 natural populations in Siberia and on the Russian Far East was investigated. Regularities in variation of the character at the different levels were revealed. Impossibility of use of pubescence as a diagnostic character if basing species independence of *Alnus sibirica* is shown.

УДК 581.41 : 582.594.2 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© И. В. Блинова

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА НЕКОТОРЫХ КОРНЕКЛУБНЕВЫХ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) КРАЙНЕГО СЕВЕРА

I. V. BLINOVA. SPECIFIC FEATURES OF THE ONTOGENY IN SOME ROOT-TUBER ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN THE EXTREME NORTH

Приведено описание возрастных состояний у 4 видов корнеклубневых орхидей иа Крайием Севере. Более подробно рассматриваются начальные стадии онтогенеза.

Жизненный цикл корнеклубневых орхидных во многом специфичен, у вегетативных малолетников (Высоцкий, 1915) сложно выделить их возрастные состояния. Для нескольких видов орхидных (*Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Dactylorhiza fuchsii* Soó, *D. maculata* Soó) М. Г. Вахрамеевой и Л. В. Денисовой (1983) на основании известных методик (Работнов, 1947, 1950а, б; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Уранов, 1977) разработаны ключи возрастных состояний. На севере России исследований такого рода не проводилось.

Цель данной работы — изучение особенностей онтогенеза корнеклубневых орхидных на северной границе их ареала. Это интересно как в плане познания биологии редких видов растений в экстремальных условиях существования, так и для выяснения возникновения адаптаций к северным условиям у представителей преимущественно тропического сем. *Orchidaceae*.

* * *

Для орхидных характерна особая промежуточная стадия развития между семенем и проростком, так называемая стадия протокорма. Наличие протокорма определяет своеобразие жизненного цикла орхидных. В результате многочисленных исследований достаточно полно изучены как анатомо-морфологическая структура протокорма, так и физиологические особенности этой специфической стадии жизни орхидей (Ricardo, Alvarez, 1971; Riley, 1974; Батыгина, Васильева, 1980, 1983; Драгунова, 1985; Шевцова и др., 1986; Möller, 1987а, b; и др.). Некоторые авторы (Rasmussen, 1992; Куликов, 1993) объясняют трудность прорастания семян орхидных умеренной зоны наличием периода покоя, который может быть обусловлен как экзогенными, так и эндогенными факторами.

Т. Б. Батыгиной и В. Е. Васильевой (1983) показано, что в результате дифференциации зародыша в зрелом семени образуются 2 зоны: апикальная меристематическая и базальная из вакуолизированных клеток. После дегенерации последней развивается своеобразная структура — протокорм, в котором в свою очередь различают 2 зоны: меристематическую и паренхимную. Меристематический очаг образуется после достижения протокормом определенной «критической массы» (Батыгина, Васильева, 1980; Шевцова и др., 1986). В меристематической зоне протокорма — округлого тела с одноклеточными ризоидами (Драгунова, 1985) — эндогенно формируется конус нарастания побега. Несколько позднее наблюдается дифференциация зачатка корня, закладывающегося эндогенно, и листьев, имеющих влагалище и листовую пластинку.

По мнению некоторых авторов (Ricardo, Alvarez, 1971; Möller, 1987а, b), паренхимная зона протокорма играет роль питательного резервуара во время роста до образования первого зеленого листа. Так, при исследовании протокормов представителей рода *Vanda* R. Br. (Ricardo, Alvarez, 1971) было установлено, что паренхимные клетки накапливают большое количество липидов, белков и углеводов, которые постепенно исчезают с разрастанием паренхимного слоя.

О. Möller (1987а, b) считает, что прорастание и начальные этапы роста *Orchis mascula* (L.) L. в природных условиях можно разделить на 4 фазы: формирование

протокорма, образование крахмала в предклубне, развитие листа, дифференциация клубня. Размер листа связан вначале с изменением массы крахмала в предклубне, а в дальнейшем — с условиями местообитания. Рост первого клубня начинается после образования листа и длится 2—2.5 мес. Это согласуется с результатами работ по выращиванию видов наземных орхидных в лабораторных условиях из семян на питательных средах (Драгунова, 1985; Tsutsui, Tomita, 1986, и др.); для формирования молодых растений здесь требовалось 2—3 мес.

Вызывает затруднение характеристика морфологических структур, образующихся при прорастании орхидных. Большинство авторов (Schönichen, 1940; Prochazka, Velisek, 1983; Kull, 1987) при описании начальных этапов онтогенеза ссылаются на исследования H. Ziegenspeck (1936). Описания проростков наземных орхидных (Царевская, 1975; Денисова, Вахрамеева, 1978; Нефедова, 1985) нередко противоречивы, а отсутствие рисунков не позволяет объяснить причину противоречий. Критерии возрастных состояний, разработанные Т. А. Работновым и А. А. Урановым и их школами, хорошо подходят лишь для описания жизненного цикла двудольных растений, у которых отсутствует стадия протокорма и проросток обладает рядом специфических признаков, таких как, например, семядольные листья, отличающиеся от листьев других формаций. Поэтому имеется необходимость в уточнении признаков при описании проростка и ювенильных растений у орхидных, а также определения природы протокорма (считать ли его отдельной фазой онтогенеза или относить к возрастному состоянию «проросток»). Термин «протокорм» был предложен M. Treub (1879) для обозначения постсеменного утолщения подземного образования у орхидных. Ziegenspeck (1936) считал этот термин неудачным из-за того, что протокормами называют также некоторые гаплоидные заростки плаунов. Поэтому он предложил другое название, а именно «микоризóм», который рассматривался как ось проростка. Однако до настоящего времени первый из терминов является более употребительным, тогда как микоризомом часто называют протокормы корневищных орхидных.

Материал и методика

Исследования проводили в течение трех вегетационных сезонов (1992—1994 гг.) в центральной части Мурманской обл.

В качестве объектов были выбраны виды сем. *Orchidaceae*: *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Определение возрастных состояний проводили согласно общепринятым методикам (Работнов, 1947, 1950а, б; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Уранов, 1977) с учетом имеющихся разработок для орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1983). В течение вегетационного сезона собирали образцы растений разного возраста, анализировали и зарисовывали. Количественные параметры заносили в таблицы с последующей статистической обработкой. На основании этих данных определили возрастные состояния у орхидных на северной границе их ареала с уточнением значения некоторых онтогенетических признаков.

Для характеристики возрастного состояния растений использовали принятые в литературе (Царевская, 1975; Виноградова, Филин, 1993) обозначения корнеклубней, а именно корнеклубень у монокарпического побега данного года называли старым клубнем, корнеклубень у зачаточного побега в почке возобновления — молодым клубнем. Для более краткого изложения корнеклубень часто называли просто клубнем.

Результаты и их обсуждение

Выделение возрастных состояний у корнеклубневых орхидных сопряжено с определенными трудностями (Вахрамеева, Денисова, 1980). Это связано в первую очередь с быстрым отмиранием старых частей растений, когда вся информация для

определения возраста растения может быть получена лишь при исследовании побега последнего порядка. У *Platanthera bifolia* на северной границе ареала подчас сложно провести границу между разными возрастными состояниями в связи с уменьшением числа неутолщенных придаточных корней, метамеров побега, общих размеров растений (Блинова, 1993). Поэтому, как и другие исследователи (Денисова, Вахрамеева, 1980; Денисова, Никитина, 1984), определяя биологический возраст растения, мы обращали внимание не на какой-то один признак (число листьев, жилок, неутолщенных корней), а на их совокупность. На наш взгляд, наиболее важны при определении возрастных состояний следующие характеристики: число неутолщенных корней, число лопастей клубня (у видов с пальчатыми клубнями), число метамеров побега, размеры клубня, ширина и форма листовой пластинки, число жилок листовой пластинки, число листьев срединной формации (для большинства видов), наличие соцветия. В популяциях изучаемых орхидных были выделены следующие возрастные состояния: семена, протокормы, проростки, ювенильные растения, имматурные растения, взрослые вегетативные растения, генеративные растения. Сенильные особи в популяциях обнаружить не удалось.

Поскольку ряд авторов (Вахрамеева, Денисова, 1980; Нефедова, 1985; Жмылев и др., 1993; Виноградова, Филин, 1993) отождествляют понятия «протокорм» и «проросток», мы считаем целесообразным охарактеризовать каждую из выделенных нами начальных стадий развития у корнеклубневых орхидных (протокорм→«проросток» (подземный, надземный)→ювенильное растение).

Протокорм — округлое биполярное тело, образующееся из семени. На верхней части протокорма формируется конус нарастания будущего побега. Его нижняя зона подвергается микоризной инфекции и содержит многочисленные ризоиды. Протокорм, на наш взгляд, ни по строению, ни по функциям не соответствует проростку не только двудольных, но и однодольных растений. Следующий после образования протокорма период развития более сходен с процессом прорастания семени (т. е. с формированием побеговой части и первого придаточного корня). Именно поэтому возрастное состояние следующего за протокормом периода развития мы условно называем «проростком», помещая этот термин в кавычки.

Таким образом, «проросток» — возрастное состояние, для которого характерно наличие протокорма в подземной сфере. «Проросток» может быть подземным (рис. 1, *А*) и надземным (рис. 1, *Б*). Подземные «проростки» образуются у орхидных в достаточно влажных местообитаниях (сфагновых болотах, заболоченных лугах), когда ввиду своего заглубленного положения, например из-за ежегодного нарастания сфагновых мхов, протокормы не могут образовать надземный побег. Жизнедеятельность подземных «проростков» состоит в ежегодном моноподиальном росте зачаточной оси побега до тех пор, пока не появится возможность образования надземного побега. Именно поэтому в популяциях корнеклубневых орхидных сфагновых болот так сложно обнаружить растения на начальных фазах онтогенеза (они протекают подземно), и возрастной состав популяции представлен большей частью взрослыми вегетативными и генеративными особями. Ziegenspeck (1936) также отмечал наличие у орхидных моноподиальных членистых проростков, например у *Orchis ustulata* L., но считал такие проростки видоспецифичными образованиями. Морфологическое отличие протокормов от подземных «проростков», на наш взгляд, с учетом подземного прохождения этих стадий, заключается в следующем: протокорм — это образование, как правило, одного законченного ростового цикла, протекающего в течение одного вегетационного периода и заканчивающегося с формированием «критической массы»; в отличие от него, подземный «проросток» составлен из нескольких (2—3) сегментов, соответствующих разным вегетационным периодам.

Надземные «проростки» образуются в тех местообитаниях, где протокорм формируется близко к поверхности почвы и на следующий год дает надземный побег, сложенный небольшим числом фитомеров, как правило, с единственным нормально развитым листом срединной формации. Размеры этого листа зависят от размера протокорма. В одном и том же местообитании размеры протокормов могут значи-

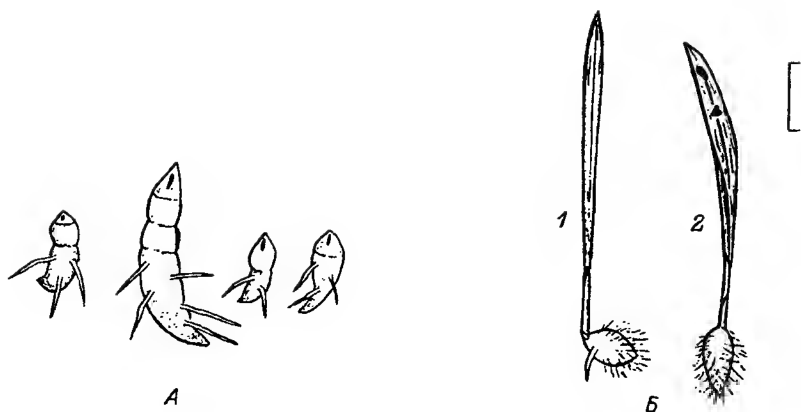


Рис. 1. «Проростки» орхидных.

А — подземные «проростки» *Dactylorhiza maculata* со сфагнового болота; *Б* — надземные «проростки» *Platanthera bifolia* (*1*) и *Dactylorhiza maculata* (*2*) из кустаричково-травянистого сообщества в сосняке. Масштабная линейка — 2 см.

тельно варьировать (некоторые бывают вдвое больше других). В течение вегетационного сезона у протокорма образуется придаточный корень, а у первого надземного побега — первый корнеклубень. На этой стадии проросток превращается в ювенильное растение, отличающееся, однако, от ювенильных растений последующих лет наличием протокорма.

Развитие начальных фаз (от протокорма до ювенильного растения) у исследованных корнеклубневых орхидных, по нашим наблюдениям, протекает в течение 1 мес. Этот процесс можно проследить, выкапывая «проростки» в одном местообитании через небольшие интервалы времени и сравнивая их между собой (рис. 2). При изучении возрастного состава популяций, на наш взгляд, целесообразно стадию с первым надземным побегом называть «надземным проростком» или просто «проростком», ввиду невозможности учета подземных проростков по техническим причинам (не повреждая почвенный и растительный покров). Фактически «надземные проростки» соответствуют «всходам» (Васильченко, 1979), а выделение такой стадии полезно при учете динамики популяций и так называемых «волн возобновления».

Надземные «проростки» (рис. 3, *А—Г*, *p1*) исследованных нами 4 видов весьма сходны между собой. Ортотропный побег у большинства видов состоит из 4 (у *Platanthera bifolia* — 3) метамеров (один чешуевидный лист, два влагалищных (у *P. bifolia* — 1) и один лист срединной формации, очень узкий (1—1.5 мм шир., у *P. bifolia* — 3—4 мм)), с единственной — срединной жилкой. У *Dactylorhiza maculata* на листе срединной формации имеются немногочисленные (1—4) антоциановые пятна. Ортотропный побег образуется на проксимальной части протокорма, у его основания располагаются первый молодой корнеклубень и почка возобновления. В начале вегетационного периода корнеклубень имеет веретеновидную форму, равномерно утолщен, в сере-

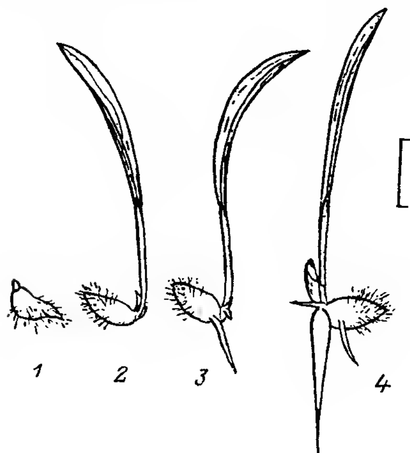


Рис. 2. Начальные этапы онтогенеза *Coeloglossum viride*.

1 — протокорм, *2* — «проросток», *3* — переходное к ювенильному, *4* — ювенильное растение. Масштабная линейка — 2 см.

дине дифференцирован на 2 зоны — утолщенную веретеновидную (*Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*) или шаровидную (*Platanthera bifolia*) и неутолщенную шнуровидную.

Ювенильные растения (см. таблицу; рис. 3, *А—Г*, *j*) выглядят, как правило, значительно мощнее по сравнению с «проростками», хотя тоже имеют 1 (реже 2) лист срединной формации. Этот лист длиннее и шире, чем в предыдущем возрастном состоянии, имеет, как правило, кроме срединной жилки, 1—2 боковые. Ортотропный побег сложен 5 метамерами. У ювенильных растений происходят существенные изменения в подземной сфере: у всех видов развивается корневая система из 1 неутолщенного корня и 1 утолщенного корнеклубня. Длина придаточных корней различна в разных местообитаниях. Под землей у всех видов располагается система из 2 клубней: старого шнуровидного с утолщенной базальной частью (у *Platanthera bifolia* утолщенная часть шаровидная) и молодого веретеновидно утолщенного. Отдельные характеристики ювенильных растений исследованных видов приведены в таблице.

Имматурные растения (рис. 3, *А—Г*, *im*) представляют собой переходный этап онтогенеза между молодыми и взрослыми растениями. На этом этапе длина листьев срединной формации возрастает незначительно, более заметно увеличивается ее ширина. Жилок — 4—6. Число листьев срединной формации, как правило, 2 (реже 1). У видов с пальчатолопастными клубнями (*Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride*) число лопастей молодых клубней — 2—3, старые клубни часто имеют меньшее число лопастей, как правило, 1—2, с весьма длинными проксимальными частями. У *Platanthera bifolia* увеличивается число метамеров ортотропного побега, базальная зона представлена двумя метамерами с низовой формацией листьев. Количество неутолщенных корней корневой системы, как правило, 2 (у *P. bifolia* — 1). Количественные данные, характеризующие имматурное возрастное состояние у исследованных нами видов, приведены в таблице.

Так как различить в ценопопуляциях виргинильные вегетативные растения, которые ни разу не цвели, и генеративные растения, временно не цветущие, не представляется возможным, мы включаем их в одну группу взрослых вегетативных растений. Взрослые вегетативные растения (рис. 3, *А—Г*, *v*) характеризуются бóльшими размерами, чем особи предыдущих возрастных состояний. Их ортотропные побеги состоят из 5—7 метамеров (у *P. bifolia* из 4). Листьев срединной формации — 2—4 (у *P. bifolia* — 1—2), по размерам они соответствуют листьям генеративных растений. По сравнению с имматурными растениями значительно увеличивается ширина листовой пластинки и соответственно число жилок (6—8). Корневая система представлена 4 всасывающими корнями (у *P. bifolia* — 2) и корнеклубнем. У *Dactylorhiza maculata* и *Gymnadenia conopsea* еще больше увеличивается расчлененность клубней особенно у молодого, однако число лопастей, как правило, меньше, чем у генеративных растений (см. таблицу).

Генеративные растения (рис. 3, *А—Г*, *g*) характеризуются прежде всего наличием соцветия. Ортотропные побеги состоят из 7—8 междоузлий с листьями низовой и срединной формаций у *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride* и 5 у *Platanthera bifolia*. Подземная сфера состоит из 4—8 придаточных корней и корнеклубня. У видов с пальчатолопастными клубнями число лопастей может быть равно числу лопастей во взрослом вегетативном возрастном состоянии или увеличиваться в 2—3 раза (*Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*) (см. таблицу).

Заключение

Онтогенез корнеклубневых орхидных отличается своеобразием, заключающимся в наличии особой стадии онтогенеза — протокорма, своеобразием самого «проростка», который может быть подземным и надземным в зависимости от типа местообитания.

В ходе исследования онтогенеза *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*,

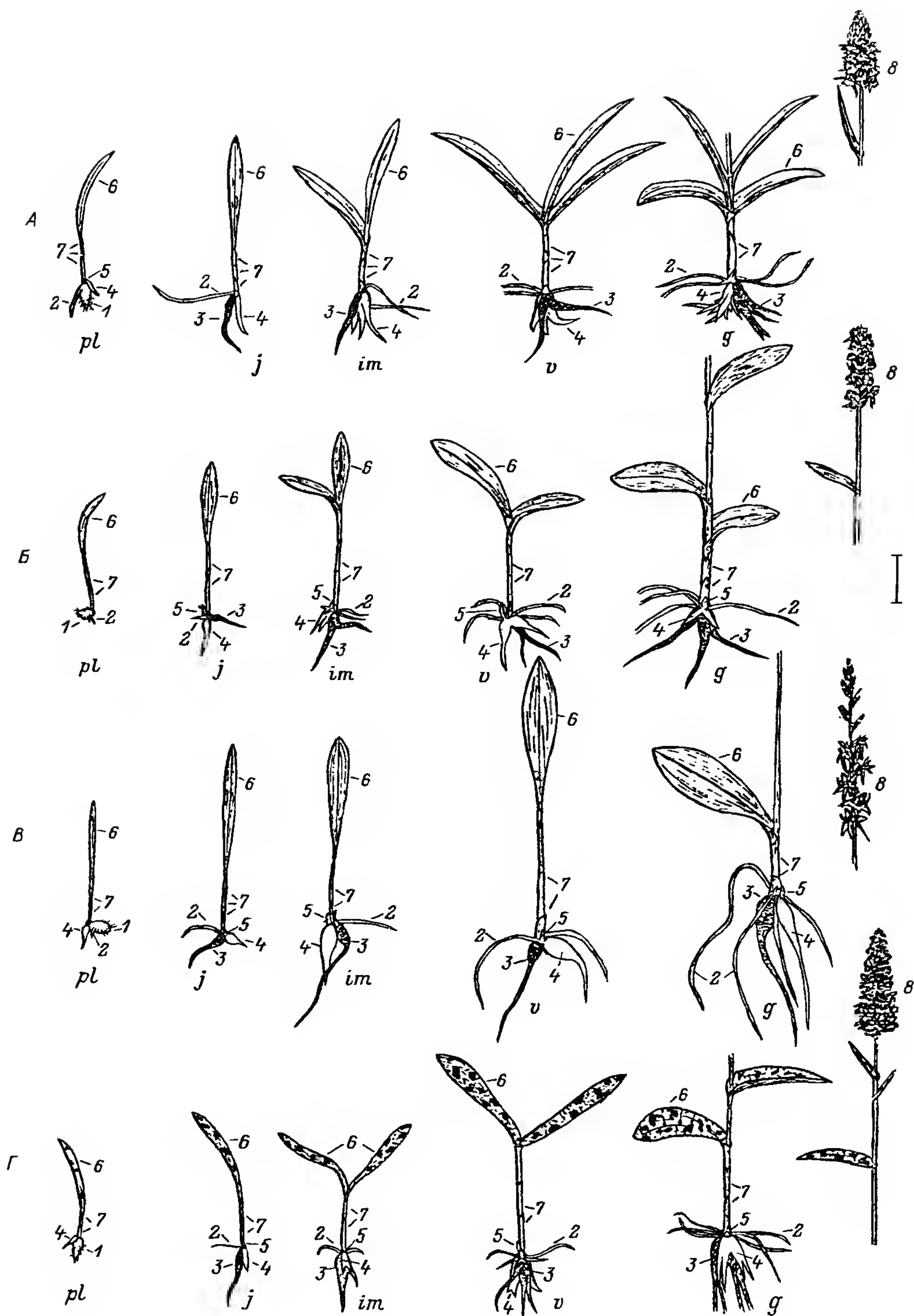


Рис. 3. Онтогенез *Gymnadenia conopsea* (А), *Coeloglossum viride* (Б), *Platanthera bifolia* (В), *Dactylorhiza maculaia* (Г).

pl — проросток, *j* — ювенильное растенне, *im* — имматурное растение, *v* — вегетатнвное растение, *g* — генератнвное растение. *1* — протокорм. *2* — придаточиый кореиь, *3* — старый корнеклубень, *4* — молодой корнеклубень, *5* — почка возобновления, *6* — лнст среднинной формацни, *7* — лист низовой формацни, *8* — соцветне. Масштабиая линейка — 3 см.

Морфометрическан характеристика корнеклубневых орхидных на разных стадиях онтогенеза

Стадия онтогенеза	Параметры	Чнсло метамеров побега	Характернстика лнстьев среднннной формацин: число	длина, мм	шнрнна, мм	число жилок	Число неметаморфизнрованных корней побега	Число корневых окончаний у старого корнеклубня
					Coeloglossum viride			
j	$\bar{x}$	3.3	1.1	32.3	3.3	2.6	1.1	1.0
	σ	0.46	0.3	8.07	0.9	0.92	0.3	0
	m	0.15	0.1	2.69	0.3	0.31	0.1	0
	C_v, %	13.9	7.3	25.0	27.3	35.3	27.3	0
im	$\bar{x}$	4.9	1.9	27.9	8.4	5.2	2.2	2.0
	σ	0.54	0.3	6.4	1.36	0.98	0.6	0
	m	0.18	0.1	2.1	0.45	0.33	0.2	0
	C_v, %	11.0	5.8	22.9	16.1	18.8	27.3	0
v	$\bar{x}$	5.6	2.0	40.4	12.3	8.2	2.4	2.0
	σ	0.49	0	8.6	0.9	1.1	0.8	0
	m	0.16	0	2.9	0.3	0.4	0.3	0
	C_v, %	8.7	0	21.4	7.3	13.1	33.3	0
g	$\bar{x}$	7.8	3.7	43.7	16.7	11.7	3.6	2.6
	σ	0.6	0.5	4.6	2.1	1.1	1.2	0.9
	m	0.2	0.2	1.5	0.7	0.4	0.4	0.3
	C_v, %	7.7	2.4	10.5	12.9	9.4	33.3	35.3
					Gymnadenia conapsea			
j	$\bar{x}$	3.7	1.2	37.1	3.3	3.0	1.0	1.0
	σ	0.5	0.4	6.0	0.6	1.0	0	0
	m	0.2	0.1	2.0	0.2	0.3	0	0
	C_v, %	12.4	33.3	16.2	19.4	33.3	0	0
im	$\bar{x}$	5.4	2.0	58.6	5.1	5.4	2.0	1.3
	σ	0.5	0.4	7.8	0.54	0.9	0	0.5
	m	0.16	0.15	2.6	0.18	0.3	0	0.15
	C_v, %	9.1	22.4	13.4	10.6	17.0	0	35.3
v	$\bar{x}$	6.5	2.3	99.2	6.6	9.0	3.0	2.2
	σ	0.5	0.5	12.2	1.5	1.0	0.4	0.4
	m	0.17	0.17	4.1	0.5	0.3	0.15	0.15
	C_v, %	7.7	19.9	12.3	22.7	11.1	14.9	18.2
g	$\bar{x}$	9.2	4.9	113	12.8	13.1	5.0	10.9
	σ	0.7	0.5	13.2	2.7	2.4	1.3	2.3
	m	0.25	0.18	4.4	0.9	0.8	0.4	0.8
	C_v, %	8.1	11.0	11.7	20.9	18.2	26.8	20.7
					Dactylorhiza maculata			
j	$\bar{x}$	3.7	1.1	24.7	4.1	2.8	1.2	1.2
	σ	0.5	0.3	9.9	0.7	1.0	0.4	0.4
	m	0.15	0.1	3.3	0.2	0.3	0.1	0.1
	C_v, %	12.4	27.3	35.7	17.1	35.0	33.3	33.3

Стадия онтогенеза	Параметры	Число метамеров побега	Характеристика листьев срединной формации				Число неметаморфизированных корней побега	Число корневых окончаний у старого корнеклубня
			число	длина, мм	ширина, мм	число жилок		
im	$\bar{x}$	4.9	1.8	46.6	6.3	4.8	2.0	1.6
	σ	0.3	0.4	7.2	1.2	0.9	0	0.5
	m	0.1	0.13	2.4	0.4	0.3	0	0.16
	C_v, %	6.1	22.2	15.5	18.8	18.2	0	30.6
v	$\bar{x}$	5.1	2.3	57.3	10.2	7.8	2.8	3.4
	σ	0.3	0.5	14.6	1.2	1.5	1.0	0.9
	m	0.1	0.15	4.9	0.4	0.5	0.3	0.3
	C_v, %	5.9	19.9	25.5	11.4	18.8	35.0	27.0
g	$\bar{x}$	8.4	5.4	52.5	12.6	9.9	4.2	3.7
	σ	0.9	0.9	12.3	2.0	1.2	0.6	0.5
	m	0.3	0.3	4.1	0.7	0.4	0.2	0.15
	C_v, %	10.9	17.0	23.4	15.6	12.3	14.3	12.4
				Platanthera bifolia				
j	$\bar{x}$	3.1	1.0	45.4	6.4	3.0	1.0	1.0
	σ	0.3	0	1.7	0.6	1.0	0	0
	m	0.1	0	0.6	0.2	0.3	0	0
	C_v, %	9.7	0	3.7	9.3	33.3	0	0
im	$\bar{x}$	3.9	1.0	55.0	12.1	5.6	1.1	1.0
	σ	0.3	0	9.2	2.4	0.8	0.3	0
	m	0.1	0	3.1	0.8	0.3	0.1	0
	C_v, %	7.7	0	16.7	19.7	14.3	27.3	0
v	$\bar{x}$	4.1	1.2	92.7	22.8	8.8	2.2	1.0
	σ	0.3	0.4	7.5	2.7	1.2	0.6	0
	m	0.1	0.13	2.5	0.9	0.4	0.2	0
	C_v, %	7.3	33.3	8.1	11.9	14.2	27.3	0
g	$\bar{x}$	5.3	1.3	106	25.1	12.5	4.4	1.1
	σ	0.5	0.5	24.0	6.4	0.7	0.8	0.3
	m	0.15	0.15	8.0	2.1	0.2	0.3	0.1
	C_v, %	8.6	5.3	23.0	25.4	5.4	18.2	27.3

Примечание. Стадии онтогенеза: *j* — ювенильная, *im* — имматурная, *v* — вегетативная, *g* — генеративная. Математические параметры: $\bar{x}$ — средняя арифметическая величина, σ — дисперсия, *m* — ошибка средней арифметической, C_v, % — коэффициент вариации.

Coeglossum viride, *Platanthera bifolia* выделены следующие постсеменные начальные фазы развития: протокорм→«проросток»→ювенильное растение. Основными критериями для определения возрастного состояния у исследованных видов на Крайнем Севере, как и в центральной России, можно считать число жилок в листьях, а также неутолщенных придаточных корней и лопастей корнеклубня. В Мурманской обл. корнеклубневые орхидные проходят те же стадии онтогенеза, что и в центре России, однако у северной границы распространения этих видов общие размеры растения, число составляющих их фитомеров и число неутолщенных придаточных корней значительно сокращены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Система воспроизведения у орхидных // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. «Охрана н культивнрованне орхидей». Таллин, 1980. С. 107—111.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Развитие зародыша н протокорма некоторых орхидных // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. «Охрана н культивнрование орхидей». Кнев, 1983. С. 73—75.

Блинова И. В. Эколого-биологическне особенностн *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на северной граннце ареала // Флористнческие н геоботанические нсследования в Мурманской областн. Апатиты, 1993. С. 107—113.

Васильченко И. Т. Определитель всходов сорных растений. Л., 1979. С. 3—10.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Дннамика численностн ценопопуляций трех видов нз семейства орхидных // Вестннк Моск. ун-та. 1980. Сер. 16. № 1. С. 58—63.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Ятрышннк пятннстый (*Dactylorhiza maculata* Soó). Ятрышннк Фукса (*D. fuchsii* Soó). Любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. 2. С. 12—23.

Виноградова Т. Н., Филин В. Р. О жизненных формах, протокормах и корневнщах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 61—73.

Высоцкий П. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. по прнкл. бот., ген. и сел. Пг., 1915. № 5. С. 73—306.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (Венерин башмачок) // Бнол. флора Моск. обл. М., 1978. Вып. 4. С. 62—68.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Состояние популяций некоторых декоративных орхидных на террнторин различного хозяйственного использования // Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980. С. 49—53.

Денисова Л. В., Никитина С. В. Об нзучении популяций редких растений на прнмере некоторых видов сем. *Orchidaceae* Juss. // Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар, 1984. С. 154—158.

Драгунова Е. В. Некоторые особенности дифференциации протокорма у орхидных // Тр. IV Конф. мол. учен. БИН АН СССР. 1985. С. 78—88.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основные термины и понятия современной бноморфологии растений. М., 1993. 148 с.

Куликов П. В. Семенное размножение редких орхидных // Актуальные проблемы ботанкн. Тез. молодежн. конф. Апатиты, 1993. С. 20—21.

Нефедова О. Н. Онтогенез и сезонный ритм развития н способы размножения любкн зеленоцветной // Биолого-экологические особенности интродуцированных растений. Киев, 1985. С. 30—32.

Работнов Т. А. Определение возраста и длительностн жизни у многолетних травяннстых растений // Успехн соврем. биол. М., 1947. Вып. 24. № 1(4).

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяцнй для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Л., 1950а. Т. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Л., 1950б. Вып. 6. С. 7—204.

Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фнтоценозов н видовых ценопопуляцнй // Ценопопуляцнн растений. Развитие н взанмоотношенне. М., 1977. С. 8—20.

Царевская Н. Г. Любка двулистная // Биол. флора Моск. обл. М., 1975. Вып. 2. С. 11—17.

Ценопопуляции растений (основные понятия н структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растеннй (очеркн популяцнонной бнологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 184 с.

Шевцова Т. Г., Батыгина Т. Б., Лаврентьева А. Н. Некоторые аспекты снстемы воспроизведения орхидных на прнмере *Cymbidium hybridum* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1457—1467.

Kull T. Population ecology of *Cypripedium calceolus* L. // The plant cover of the Estonian SSR. Flora, vegetation and ecology. Tallinn, 1987. P. 77—83.

Möller O. Die subterrane Innovation und der Wachstumszyklus einiger Erdorchideen // Die Orchidee. 1987a. Bd 38. Hf 1. S. 13—21.

Möller O. Von Samenkorn bis zur ersten echten Knolle: das Protokormstadium von *Orchis mascula* // Die Orchidee. 1987b. Bd 38. Hf 6. S. 297—302.

Prochazka F., Velisek V. Orchideje nasi prirody. Praha, 1983. 284 s.

Rasmussen H. N. Seed dormancy patterns in *Epipactis palustris* (*Orchidaceae*): requirements for germination and establishment of mycorrhiza // Physiol. Plant. 1992. Vol. 86. N 2. P. 161—167.

Ricardo M. J., Alvarez J. M. R. Ultrastructural changes associated with utilization of metabolite reserves and trichome differentiation in the protokorm of *Vanda* // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 3. P. 229—238.

Riley C. T. Hardy orchids — horticultural seed germination and commercial potential // The Orchids / Ed. by C. L. Withner. New York, 1974. S. 9—14.

Schönichen W. Biologie der geschützten Pflanzen Deutschlands. Jena, 1940. S. 35—45.

Tsutsui K., Tomita M. Symbiotic germination of *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames associated with some orchid endophytes // J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1986. Vol. 62. N 4. P. 440—452.

Treub M. Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. Amsterdam, 1879. 283 p.

Ziegenspeck H. Orchidaceae // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen der Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Abt. 4. S. 2—550.

Полярно-альпнйский ботаннческий
сад-ннститут
Кнровск

Получено 11 IX 1995

SUMMARY

It is very difficult to distinguish ontogenetical stages in orchids, especially of root-tuber life forms. This is connected primarily with wide spread necrosis of the old parts of plants and, therefore with the lack of morphological structures required for the assessment of plant age. All biological information about definite ontogenetical period may be taken from measurement of the last-order shoot. In the Extreme North it is difficult to distinguish different ontogenetical stages of root-tuber orchids because of the metamere reduction, unthickened adventitous roots and small total size of the plant (Blinova, 1993). The basic criteria for distinguishing the age of species studied are the number of leaf ribs, unthickened adventitious roots, root-tuber lobes. Following post-seed initial stages of development were recorded in studied orchid populations: protocorm — «seedling» — juvenile plant. According to the habitats two kinds of «seedlings» were found, underground and above-ground. Apart from these stages the age spectrum was represented with immature, vegetative and generative individuals.

УДК 582.475 : 581.55

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© **К. А. Волотовский, Л. В. Кузнецова**

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЕСТЕСТВЕННОМ МЕЖРОДОВОМ ГИБРИДЕ × *SORBOCOTONEASTER POZDNJAKOVII (ROSACEAE)*

K. A. VOLOTOVSKY, L. V. KUZNETSOVA. NEW DATA ON THE NATURAL INTERGENERIC HYBRID × *SORBOCOTONEASTER POZDNJAKOVII (ROSACEAE)*

Прнведены новые данные о морфологии и условиях обитаиия × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* в природе. Выделеиы н опнсаны 3 формы рябинокизильника. Для сохранеиия вида предложено организовать ботаиический заказник.

Впервые *Sorbocotoneaser pozdnjakovii* Pojark. — естественный гибрид *Sorbus sibirica* Hedl. × *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. (C. niger (Wahlenb.) Fries) — был найден участником Якутской экспедиции АН СССР Г. А. Мельвилем в 1928 г. на р. Алдан в Южной Якутии. Собранные им 4 гербарных образца долгое время пребывали в забвении. Только в 1956 г. они были обнаружены и определены автором рода А. И. Поярковой и сейчас хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в г. Санкт-Петербурге (LE). Серьезное внимание на это растение впервые обратил лесовед Л. К. Поздняков, нашедший рябинокизильник на той же реке в 1950 г. Проконсультировавшись со специалистом по систематике розоцветных Поярковой, он опубликовал первую статью о *Sorbocotoneaster* с кратким морфологическим описанием (с фотографией 2 форм *Sorbocotoneaster*), указанием 4

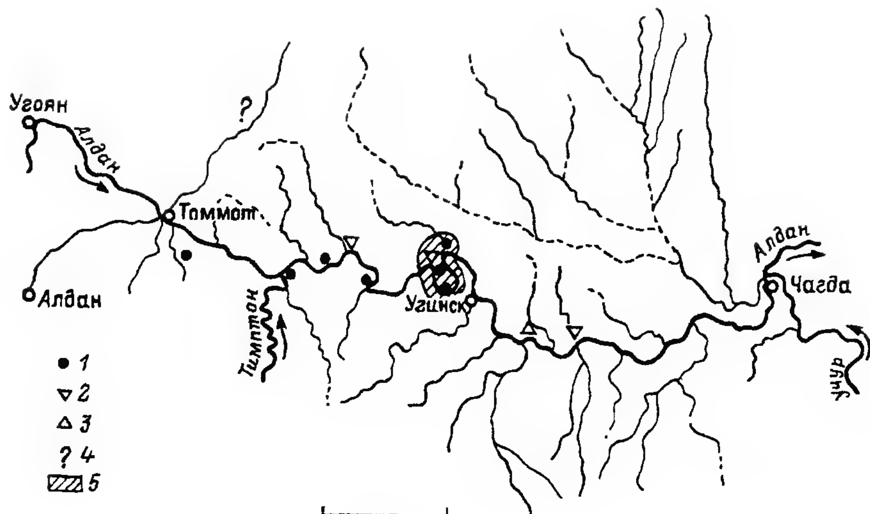


Рис. 1. Местонахождения *Sorbocotoneaster pozdnjakovii.*

1 — данные гербария Якутского института биологии (SASY); *2* — сборы Л. К. Позднякова (LE); *3* — сборы Г. А. Мельвиля (LE); *4* — неопределенные точки сборов вдоль трассы АЯМ севернее г. Томмота; *5* — территория предлагаемого заказника.

местонахождений и описанием мест его произрастания (Поздняков, 1952). Подробное ботаническое описание рода и вида и обнародование в соответствии с правилами ботанической номенклатуры сделаны Поярковой (1953) по гербарным образцам, собранным Поздняковым (без цветков, поскольку сборы проводились в августе—сентябре). Ею приведены хорошие иллюстрации 2 форм *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* и высказано предположение о плейстоценовом времени его возникновения. В. Н. Гладковой (1967) определены 2 значения соматического числа хромосом *Sorbocotoneaster*: $2n = 68$ и $2n \approx 85$ (84—87), которые соответствуют 2 его морфологическим типам. Ею высказано предположение, что в природе может существовать триплоидный гибрид первого поколения с $2n = 51$, по фенотипу близкий к *Cotoneaster*. Это предположение подтвердилось при изучении образца, собранного А. Т. Гревцовой на р. Алдан в 102 км ниже г. Томмота (Крюгель, 1990). Судя по морфологическим признакам, этот гибрид обнаружен и нами в 1995 г.

Остальные публикации, касающиеся *Sorbocotoneaster*, были посвящены в основном наблюдениям над ним в условиях интродукции (он успешно прижился в ботанических садах Москвы, Санкт-Петербурга, Якутска, Саппоро и др.), а также вопросам его охраны (Красная книга СССР, 1978; Редкие и исчезающие..., 1980; Петрова, Назарова, 1984, 1986; Петрова и др., 1986; Красная книга Якутской АССР, 1987; Красная книга РСФСР, 1988; Петрова и др., 1992, и др.).

В августе 1995 г., по инициативе Б. И. Иванова, мы спустились по р. Алдан на 225 км от г. Томмота до пос. Угино с целью получения новых данных о рябинокизильнике в природе и доставки посадочного материала для проведения экспериментальных работ в Якутском ботаническом саду. Маршрут пролегал внутри уже известного ареала (выявлено лишь 6 новых пунктов сбора) (рис. 1).[1] Нами подтверждено, что по берегам р. Алдан на отрезке от устья р. Тимптон до пос. Угино *S. pozdnjakovii* является обычным растением, без признаков регрессии популяций. Все высадки на берег с целью обнаружения *S. pozdnjakovii* увенчались успехом.

[1] Нахождеиие рябинокизильиика на р. Амге (Перфильев, Тимофеев, 1981) ие подтверждено. На карте ареала *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* во «Флоре Сибири» (1988) местонахождения иа Алдаио-Амгинском междуречье ие указаиы.



Рис. 2. *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* «рябинового» типа (форма 1).

Были уточнены морфологические и биоэкологические особенности *S. pozdnjakovii*. Установлено, что в природе довольно четко выделяются 3 формы *S. pozdnjakovii*. Причем при ознакомлении с массовым материалом в естественной среде у нас сложилось несколько иное представление о структуре гибрида, чем было принято ранее.

Форма 1. Внешне лишь при внимательном осмотре отличается от *Sorbus sibirica*. Кусты достигают наибольшей для вида высоты (3.0—3.5(4.8) м), имеют от (1)2 до 10 стволиков. Листья «рябинового» типа (рис. 2). Однако они короче и уже, чем у рябины, (2)3—4-непарноперистые (а не 5—7-непарноперистые). Листочки продолговатые, эллиптические или ланцетные. Верхний листочек может быть обратнояйцевидным, всегда сверху зубчатый, а по бокам, как правило, пильчатый. Обычно он цельный, лишь изредка надрезан или срастается с верхними боковыми листочками. Последние по краю в верхней части пильчатые (нижние нередко цельнокрайные), снизу слабо опушенные, нередко снабжены прилистничками (включая и нижние боковые листочки). В единственном случае у основания ветвей этой формы отмечены немногочисленные простые округлые цельнокрайные, как у кизильника, листья; опушение их столь же редкое, как и у остальных листочков. Соцветие у этой формы щитковидное, несущее наибольшее для *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* количество

цветков: (2)6—8(11). Плоды ярко-красные, с сильным рябиновым привкусом, но почти без горечи.

У одного растения этой формы максимальный годичный прирост побегов составлял 45 см, против максимума 1—2 см, наблюдавшегося в Якутском ботаническом саду у «формы 2», описанной далее.

Такая форма *S. pozdnjakovii* описывается впервые. При поверхностном взгляде она почти неотличима от рябины, но в то же время несет и все признаки *Sorbocotoneaster*. При этом признаки рябины у этой формы *Sorbocotoneaster* выражены в максимальной степени. В связи с этим можно предположить следующий путь ее возникновения (используя те же условные обозначения геномных форм, что и В. Н. Гладкова (1967)): у *Sorbus sibirica* (2n = 34) — «SS», а у *Cotoneaster melanocarpus* (2n = 68) — «CCCC» при x = 17. Установленный Т. С. Крюгель (1990) триплоидный гибрид первого поколения между этими видами, F1 имеет 2n = 51 (SCC) с доминированием морфологических признаков *Cotoneaster*. При оплодотворении нередуцированной яйцеклетки F1 нормальной гаметой *Sorbus* мог образоваться тетраплоидный гибрид F2 с 2n = 68 (SSCC), имеющий усредненный фенотип между *Sorbus* и *Cotoneaster* (Гладкова, 1967). В дальнейшем описываемая нами форма могла возникнуть при повторном оплодотворении нередуцированной яйцеклетки F2 нормальной гаметой *Sorbus* с образованием пентаплоида SSSCC с соматическим числом 2n = 85, «рябинового» фенотипа. Он качественно отличается от пентаплоида SCCCC с преобладанием признаков *Cotoneaster* (Гладкова, 1967). Причем морфологически последний может быть и неотличим от триплоидного гибрида первого поколения.

Форма 2. Представляет собой «классический» тип *Sorbocotoneaster*, в котором признаки *Sorbus* и *Cotoneaster* усреднены (рис. 3). К ней в большей степени относится описание, сделанное Поярковой (1953). Возможно, к этой форме относятся и оба рисунка, опубликованные в ее статье, а также иллюстрации во всех последующих публикациях и большинство гербарных образцов. Это вполне понятно, так как именно форма 2 — наиболее часто встречающаяся и заметная в природе. Эта же форма интродуцирована в Якутском ботаническом саду и не варьирует в морфологических признаках уже в 3 поколениях. К почти исчерпывающей характеристике этой формы, данной Поярковой, добавим только, что простые округлые и эллиптические листья в основаниях ветвей у нее встречаются часто, а прилистнички могут быть и у нижней пары боковых листочков (на образцах, послуживших основой для описания вида, такие прилистники отсутствовали). Приведем также описание цветков, основанное на наблюдениях в Якутском ботаническом саду и на изучении гербарных образцов.

Цветки по 1—2(3), иногда образуют щитковидное соцветие, насчитывающее до 11 цветков. Цветоножки 4—6 мм дл., рассеянно опушенные тонкими мягкими извилистыми белыми волосками. Гипантий голый, зеленый. Цветки пятичленные. Чашелистики почти равносторонне-треугольные (1.7—2.0 мм дл., 2 мм шир.), острые или притупленные, по краю узкопленчатые, с единичными короткими шипиками и редкими волосками (такими же, как на цветоножках), на верхушке нередко со слабым пурпурным оттенком. Венчик 10—12 мм в диам., широкобокаловидный, с лепестками, не налегающими друг на друга. Лепестки округлые, 4.7—5.0 мм дл. и шир., с выраженным коротким широким ноготком, почти цельнокрайные, наверху закругленные или слегка выемчатые и мелкозазубренные, белые. Тычинок 14, двух типов. Преобладают тычинки, сходные с тычинками *Cotoneaster*: тычиночные нити около 3 мм дл. с расширенным основанием и мелкие (0.8—0.9 мм дл.) пурпурные пыльники; прочие тычинки сходны с тычинками *Sorbus*: более короткие (2.5 мм дл.) тычиночные нити с едва расширенным основанием и более крупными (1.5 мм дл.) желтоватыми пыльниками. Плодолистиков 2—3(4). Завязь густокоротковолосистая (рис. 3).

Форма 3. По всем признакам эта форма наиболее близка к *Cotoneaster melanocarpus*. Это обычно невысокий кустарник (1.2—1.8 м, как исключение — 3.5—

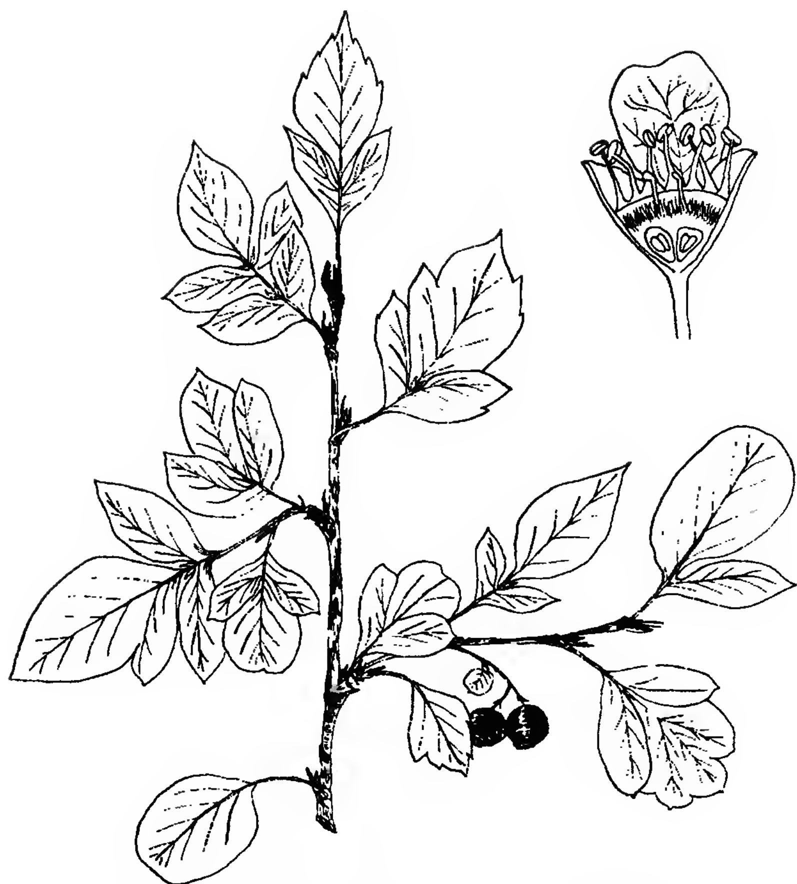


Рис. 3. *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* промежуточиого типа с цветком в разрезе (форма 2).

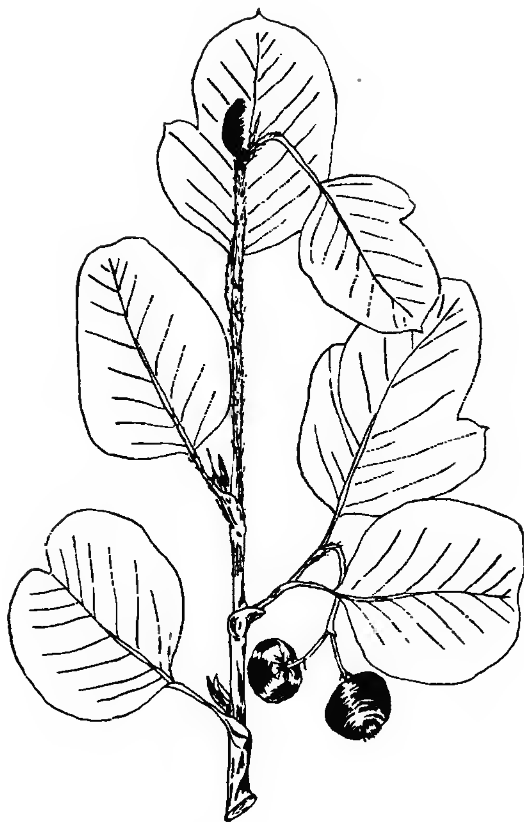
4.5 м). Количество стволиков варьирует от 1 до 4. Подавляющее большинство листьев по форме и густоте опушения нижней поверхности практически неотличимы от листьев *Cotoneaster* (рис. 4). Только листья на концах ветвей (нередко таких листьев лишь несколько на всем растении) имеют характерный для *Sorbocotoneaster* надрез или имеют вид 2 боковых листочков, сросшихся с основанием верхнего листочка. Прилистнички на всех изученных образцах отсутствовали. Плоды немногочисленные, по 1—2 (очень редко — до 4) в кисти, красновато-черные с легким сизым налетом, почти безвкусные. Вероятно, это и есть триплоиды SCC (2n = 51) и пентаплоиды SCCCC (2n = 85).

Характерна четкая скоррелированность изменения всех признаков от «рябиновой» формы к «кизильниковой» форме 3. Уменьшаются высота кустов, длина листьев, а также количество боковых листочков и степень зазубренности их краев. Увеличивается интенсивность опушения нижней поверхности листьев. Наконец, уменьшается количество цветков и плодов в кистях, изменяются окраска и вкусовые качества плодов.

Часто встречаются растения, промежуточные по фенотипу между выделенными формами. Однако при рассмотрении всего комплекса признаков таких растений обычно легко удается отнести их к одной из этих форм. Вероятно, это отражение фенотипической пластичности внутри 3 известных генотипов *Sorbocotoneaster*.

Отмечены некоторые особенности, общие для всех форм *Sorbocotoneaster*, кото-

Рис. 4. *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* кизильникового типа (форма 3).



рые еще не освещались в литературе. Так, кусты в природе отличаются сильной повреждаемостью, особенно произрастающие под пологом леса. Возможно, это объясняется высокой ломкостью ветвей *S. pozdnjakovii*, которые обламываются опадающими сучьями деревьев. В условиях Якутского ботанического сада сухих ветвей на *S. pozdnjakovii* почти нет.

S. pozdnjakovii обладает определенной вегетативной подвижностью. На лесовозной дороге нами найдено почти полностью выкорчеванное и обломанное у самого основания стволиков растение, образовавшее пучок жизнеспособных жирующих побегов. *S. pozdnjakovii* способен образовывать и корневые отпрыски на расстоянии нескольких сантиметров от материнского куста; это отмечалось и в Якутском ботаническом саду (Петрова, Назарова, 1986). Эти особенности, очевидно, способствуют вегетативному возобновлению *S. pozdnjakovii* после беглых низовых пожаров, которые периодически происходят в местах его обитания.

По данным В. Н. Гладковой (Красная книга..., 1988) и сотрудников Якутского ботанического сада, а также согласно опубликованной информации (Ареалы..., 1980), *S. pozdnjakovii* может размножаться черенками.

Плоды *S. pozdnjakovii* созревают во 2-й половине августа. Нами не отмечены случаи поедания их животными (как и плодов *Cotoneaster* в отличие от плодов *Sorbus*). Однако в природе в конце сентября плоды *S. pozdnjakovii* уже отсутствовали на всех кустах, в то время как в Якутске они еще крепко держались на ветвях до наступления устойчивых морозов и установления снежного покрова во 2-й декаде октября 1995 г.

Листопад в природе наблюдался во 2-й половине сентября. Причем листья форм 1 и 2 опадают целиком, не распадаясь на листочки (признак простого листа в отличие от *Sorbus*).

Все 3 формы примерно равновероятно встречаются в любом подходящем экотопе изученной территории, где они обычно произрастают все вместе. Так что каких-либо существенных экологических отличий между ними установить не удалось. Проявляется лишь не вполне отчетливая тенденция преобладания кизильниковой (3-й) формы в более осветленных и сухих экотопах. При уменьшении дефицита влаги и увеличении сомкнутости крон более обычна рябиновая (1-я) форма (№ 1).

Характерно, что во всех случаях обнаружения *Sorbocotoneaster* в тех же фитоценозах росли и оба родителя — *Sorbus* и *Cotoneaster*; оба в большем обилии, чем *Sorbocotoneaster*. Это наводит на мысль, что гибридизационные процессы между *Sorbus* и *Cotoneaster*, а также гибридами последующих поколений идут и сейчас.

Вероятность этого возрастает и потому, что сроки цветения всех 3 видов пересекаются во времени.

Экологическая амплитуда *Sorbocotoneaster* несколько шире, чем это считалось ранее. Он действительно является в природе облигатным кальцефитом (встречается только на доломитах и известняках). Но по отношению к характеру почвенно-грунтового увлажнения *S. pozdnjakovii* является скорее мезоксерофитом, чем ксерофитом. В мезоксерофитности тоже проявляется промежуточная природа рябинокизильника — между типичным мезофитом *Sorbus* и типичным ксерофитом *Cotoneaster*. Последний в Северной Азии проявляет себя именно так, и только на южной (и юго-западной?) окраине ареала является мезофитом (Ареалы..., 1980, и др.).

Постоянно и в наибольшем обилии *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* произрастает в сосняках V бонитета разнотравно-брусничных и разнотравно-толокнянковых. Они распространены на крутых (15—20, до 30°) склонах световых экспозиций в интервале абсолютных высот 250—580 м. Почвы сильно каменистые, мелкопрофильные, мерзлотные, дерново-карбонатные оподзоленные или скрыто оподзоленные. Несмотря на хроническую сухость верхних горизонтов, эти почвы находятся под влиянием промывного или полупромывного режима и хорошо дренированы (Петрова, 1971). Эти свойства почв на карбонатных породах, видимо, в основном и создают условия для очень своеобразного и типичного здесь сочетания в одном фитоценозе таких экологически различных видов, как *Pinus sylvestris* и *Picea obovata, Pinus sibirica*; *Sorbus sibirica, Atragene sibirica* и *Cotoneaster melanocarpus*; *Vaccinium uliginosum* и *Agropyron jacutorum, Pulsatilla multifida* и др. Сомкнутость крон в таких сосняках обычно 0.45—0.60.

Подлесок разреженный, но многовидовой. Травяно-кустарничковый ярус разреженный (покрытие 20—30 %). Мохово-лишайниковый ярус не развит. В ассоциациях насчитывается по 27—43 вида сосудистых растений. С постоянством, близким к 100 %, встречаются: *Pinus sylvestris*,[2] *Betula platyphylla* (примесь), *Rhododendron dahuricum, Sorbus sibirica, Cotoneaster melanocarpus, Sorbocotoneaster pozdnjakovii, Spiraea media, Pentaphylloides fruticosa, Lonicera altaica, Rosa acicularis, Salix taraikensis, Atragene sibirica.* Обильны (sp—$cop._1$) *Vaccinium vitis-idaea, Arctostaphylos uva-ursi, Arctous erythrocarpa, Tofieldia cernua.* Необильны (sol) *Viola dactyloides, Phlojodicarpus sibiricus, Sanguisorba officinalis, Rubus saxatilis, Carex melanocarpa, Pulsatilla multifida, Saussurea hypargyrea, Pyrola chlorantha, Aquilegia parviflora, Cypripedium guttatum, Artemisia tanacetifolia, Lathyrus humilis, Limnas stelleri, Elytrygia jacutorum, Galium boreale, Gymnocarpium jessojense.*

При определении плотности популяций *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* в сосняке разнотравно-брусничном оказалось 11 особей на 500 м² (по 1 имматурному и виргинальному растению, 9 генеративных), а в сосняке разнотравно-толокнянковом — 6 на 500 м² (найдены только генеративные особи).

При снижении крутизны склонов до 5—10 °, изменении их экспозиций на теневые (*S. pozdnjakovii* не отмечен только на северных склонах), при увеличении мощности почвенного слоя в составе древостоев часто увеличивается доля участия *Larix cajanderi*, сомкнутость крон возрастает до 0.65—0.7. Обычно увеличивается и густота подлеска из *Rhododendron dahuricum* (до 50 %). Видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса падает, более или менее развит мохово-лишайниковый покров. Встречаемость и обилие *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* в таких условиях снижаются. Он отмечен здесь в сосняках бруснично-дриадовых лишайниковых (*Dryas viscosa, Cladina stellaris*), дриадово-арктоусовых ритидиевых (*Rhytidium rugosum*) и рододендроновых: брусничных и толокнянково-брусничных.

Изредка *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* встречается единичными особями на открытых крутых склонах пенепленов — на курумниках с фрагментами разнотравно-дриадовых петрофитных тундростепей. Один раз он был найден также в окр. г. Томмота в голубично-моховом лиственничнике с примесью кедра (*Pinus sibirica*).

---

[2] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Ареалы *Sorbus sibirica* и *Cotoneaster melanocarpus* огромны и почти налегают друг на друга. *Sorbus sibirica* — преимущественно североазиатский бореальный вид, заходящий в Европу лишь в северно-восточной ее части: *Cotoneaster melanocarpus* — евразиатский бореальномонтанный вид. Тем не менее ареал *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* узколокален. Несомненно, особенности карбонатного субстрата здесь сыграли важную роль, хотя бы потому, что кизильник является облигатным кальцефилом, а рябина только на карбонатных породах может расти в местообитаниях кизильника (скажем, в остепненных сосняках). Но рябина и кизильник растут совместно на карбонатных массивах Северной Азии на площадях, несоизмеримо больших, нежели ареал *Sorbocotoneaster*. И на самом Алданском нагорье, и на прилегающем к нему Приленском плато площади этих массивов с практически теми же условиями среды в десятки раз превышают выявленный ареал рябинокизильника. Учитывая это, а также и то, что *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* выглядит вполне благополучным видом и, как кажется, нет причин, препятствующих его успешной экспансии в современных условиях, можно предположить, что *S. pozdnjakovii* — неоэндемик голоценового возраста, не успевший еще расселиться более широко. В пользу гипотезы А. И. Поярковой о плейстоценовом времени происхождения *S. pozdnjakovii* вроде бы свидетельствует приуроченность *S. pozdnjakovii* к определенной растительной формации, охарактеризованной комплексом реликтовых видов плейстоценового происхождения (Пояркова, 1953). В самом деле, отрезок Приалданья, где ныне обитает *S. pozdnjakovii*, в периоды плейстоценовых похолоданий послужил рефугиумом для нескольких относительно теплолюбивых видов, которые ныне сохранились в Якутии в качестве реликтовых только здесь. Северные границы их современных ареалов проходят значительно южнее (*Dryopteris filix-mas, Polygonatum officinale, Pedicularis grandiflorum* и др.). Этот же участок и ныне является самым теплообеспеченным на Алданском нагорье в вегетационный период. Однако карбонатные массивы продолжаются далеко на север, почти до широты Якутска, где летом тепла значительно больше, но *S. pozdnjakovii* и упомянутых реликтов там нет. *S. pozdnjakovii* в отличие от этих реликтовых видов исключительно зимостоек и без повреждений переносит температуры воздуха ниже –50 °C при низком снеговом покрове в условиях Якутского ботанического сада (Петрова, Назарова, 1986). Таким образом, учитывая, что упомянутые реликтовые растения имеют совершенно иную природу, нежели *S. pozdnjakovii*, произрастание их на одной и той же территории (но в совершенно других экотопах!) не может служить аргументом для вывода о синхронном их появлении здесь. Комплекс же арктоальпийских реликтов, представленный здесь же на карбонатных породах, и тоже, видимо, относящийся к ледниковым периодам плейстоцена (*Dryas punctata, Carex glacialis, Lloydia serotina, Campanula dasyantha* и др), также не имеет ничего общего с *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*. Они тоже занимают экотопы, отличные от таковых и *S. pozdnjakovii*, и «неморальной» группы реликтов. А случаи, когда *S. pozdnjakovii* встречается в разнотравно-дриадовых тундростепях, объяснимы наличием подходящих для него микроэкотопов в этих биогеоценозах, которые пространственно контактируют с ценозами, оптимальными для рябинокизильника. К тому же последние обычно находятся выше по склону, чем тундростепи, что облегчает гравитационный занос диаспор. Единственный ценоэлемент, который может «роднить» *S. pozdnjakovii* с плейстоценом, — это типичный для его местообитаний (лесо-) степной (виды *Pulsatilla, Phlojodicarpus, Artemisia* и т. д.). Но все виды этой группы, обитающие в пределах ареала *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, едва ли можно назвать здесь реликтовыми. Поэтому для формации, к которой приурочен *S. pozdnjakovii*, явные реликты плейстоцена как раз не характерны.

Итак, вопрос о времени происхождения *S. pozdnjakovii* остается открытым.

В качестве рабочей гипотезы о возможной причине, послужившей толчком к гибридизации *Sorbus* и *Cotoneaster*, выдвигался фактор повышенного естественного радиационного фона, который свойственен многим областям Алданского нагорья, в том числе и находящимся поблизости от ареала *Sorbocotoneaster*. Однако в местах произрастания *S. pozdnjakovii* радиационная обстановка как раз нормальная.

Почти все известные нахождения *S. pozdnjakovii* приурочены к долине р. Алдан, пока не выяснено, как он распространен вдали от нее.

Желательно провести скрещивание всех участков гибридизационного процесса с последующим кариологическим и биохимическим изучением полученных гибридов. 25 образцов семян из 7 пунктов и генеративные растения всех 3 форм, необходимые для таких исследований, имеются сейчас в Якутском ботаническом саду.

Мы согласны с Поздняковым (1952), который считал рябинокизильник перспективным для селекции. Для этих целей в первую очередь следует обратить внимание на его «рябиновую» форму, плоды которой обладают прекрасными вкусовыми качествами, и которая к тому же имеет наивысшую среди 3 форм урожайность. Кроме того, *S. pozdnjakovii* весьма декоративен и перспективен для целей озеленения (из питомников), особенно в районах таежной зоны Крайнего Севера.

В целях сохранения *S. pozdnjakovii* в природе мы предлагаем организовать ботанический заказник площадью около 400 км² на петле р. Алдан выше пос. Угино (рис. 1). Здесь, помимо данного вида, произрастают и другие эндемики и субэндемики Алданского нагорья, а также множество плейстоценовых реликтов и видов, занесенных в Красную книгу республики (Красная книга..., 1987): *Campanula aldanensis, C. dasyantha, Dryas viscosa, D. punctata, Anemonastrum calvum, Saussurea hypargyrea, Saxifraga staminosa, Lloydia serotina, Rhododendron adamsii* и др.

В «Красной книге РСФСР» (1988) предлагается запрет рубок в лесах, где произрастает *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, и тщательная охрана их от пожаров. В связи с этим стоит отметить, что леса берегов р. Алдан являются водоохранными и рубкам не подлежат. К тому же основная часть популяций *S. pozdnjakovii* произрастает на крутых склонах, где лесозаготовки нерентабельны. Периодические пожары являются естественным фактором, постоянно действующим в местообитаниях рябинокизильника, и, по-видимому, серьезной угрозы уничтожения вида они не несут. В настоящее время пожары в ареале *S. pozdnjakovii* обычно быстро гасятся службами лесоавиаохраны с опорными пунктами в пос. Чагда, городах Томмоте и Алдане. Очаги возгорания своевременно обнаруживаются, так как этот отрезок р. Алдан является довольно оживленной авиатрассой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Гречишные — Розоцветные. Л., 1980. Т. 2. 144 с.

Гладкова В. Н. Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* A. Pojark. // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 981—983.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1978, 478 с.

Красная книга Якутской АССР. Новосибирск, 1987. 247 с.

Крюгель Т. С. Числа хромосом некоторых видов рода *Cotoneaster* и межродового гибрида × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 437.

Перфильев В. И., Тимофеев П. А. Редкие и исчезающие звери, птицы и растения Якутии. Якутск, 1981. 64 с.

Петрова Е. И. Почвы Южной Якутии. Якутск, 1971. 168 с.

Петрова А. Е., Назарова Е. И. Редкий вид — рябинокизильник Позднякова в культуре // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Пути реализации Продовольственной программы на Крайнем Севере». Секция «Рыбное хозяйство, охрана и увеличение биологических ресурсов водоемов Севера». Новосибирск, 1984. С. 117.

Петрова А. Е., Назарова Е. И. Рябинокизильник Позднякова — *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* A. Pojark. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 227—235.

Петрова А. Е., Назарова Е. И., Романова А. Ю. Интродукция рябинокизильника Позднякова — эндема Южной Якутии // Бот. исследования в криолитозоне. Сб. науч. тр. Якутск, 1992. С. 65—73.

Петрова А. Е., Назарова Е. И., Скрябин Л. М. Редкие виды древесных растений природной флоры Якутии в коллекции Якутского ботанического сада // Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биол. проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 1. С. 130—132.

Поздняков Л. К. Межродовой гибрид из семейства розоцветных // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1952. Т. 85. № 5. С. 1161—1164.
Пояркова А. И. × *Sorbocotoneaster* Pojark. — новый естественный межродовой гибрид // Бот. матер. Гербария БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1953. Т. 15. С. 92—108.
Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.
Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. 200 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Якутский институт биологии СО РАН
Якутск Получено 5 IV 1996

SUMMARY

New data on morphology and habitats of hybrid × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark is given. Three forms of *Sorbocotoneaster* are identified. A botanical reserve should be organized to conserve this hybrid.

УДК 581.45 : 581.143 : 581.522.68 : 582.475 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© И. Т. Кищенко

СЕЗОННЫЙ РОСТ ХВОИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PICEA* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

I. T. KISCHENKO. SEASONAL GROWTH OF NEEDLES IN SOME INTRODUCED SPECIES OF THE GENUS *PICEA* (*PINACEAE*)

Изучено 5 видов рода *Picea*, произрастающих в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета (подзона средней тайги). Обнаружены достоверные различия между видами по срокам начала, окончания и кульминации прироста побегов. Установлено, что величина годичного прироста побегов обусловливается главным образом интенсивностью, а не продолжительностью ростовых процессов. Выявлены различия в динамике прироста побегов аборигенного и интродуцированных видов, связанные со специфической реакцией вида на экологические условия конкретного периода вегетации. Установлено, что особенности сезонного роста побегов зависят в основном от температурного режима воздуха и в меньшей степени — от его влажности и атмосферных осадков.

Известно, что большинство аборигенных видов древесных растений таежной зоны России в крупных промышленный центрах сильно страдает от загрязнения атмосферного воздуха. Между тем многие виды хвойных растений из других географических районов, в том числе и некоторые представители рода *Picea*, хорошо переносят загазованность и задымление воздуха и, отличаясь долговечностью, весьма декоративны в течение всего года. Интродукция таких видов и объективная оценка их перспективности становятся все более актуальными. Существует несколько подходов при изучении данного вопроса. По мнению ряда авторов (Лапин, 1967; Шкутко, 1991), важнейшим показателем перспективности интродукции является степень соответствия ритмики роста и развития растения динамике климатических факторов. Проявляясь в процессе эволюции как приспособление к ежегодной повторяемости климатических смен (Потапова, 1983), сезонный ритм роста служит интегральным показателем степени соответствия биологии вида местным условиям среды (Шестопалова, 1982).

В отечественной литературе выяснению особенностей сезонного роста фотосинтезирующего аппарата хвойных растений уделено сравнительно мало внимания (Смирнов, 1964; Сбоева, 1971; Елагина, Луканина, 1972). Цель нашей работы — изучение в этом аспекте интродуцентов рода *Picea* в таежной зоне России.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика объектов исследования

Вид ели	Место происхождения саженцев, город	Возраст, лет	Высота, м	Наличие семеношения
Picea pungens	Минск	21	9.7	Есть
P. canadensis	Санкт-Петербург	33	11.2	»
P. mariana	Бухарест	19	4.7	Нет
P. obovata	Минск	33	6.4	»
P. abies	Петрозаводск	22	5.8	»

Материал и методика

Исследования проводили в 1989—1992 гг. в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного на северном берегу Петрозаводской губы Онежского оз. (подзона средней тайги). Объектами исследований служили представители 5 видов рода *Picea*: ель обыкновенная *P. abies* (L.) Karst., ель сибирская *P. obovata* Ledeb., ель черная *P. mariana* Britt., ель канадская *P. canadensis* (Mill.) Britt., ель колючая *P. pungens* Engelm. (табл. 1).

Наблюдения за ростом хвои проводили по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967). С помощью линейки измеряли длину хвои на осевых побегах первого порядка с южной части кроны на высоте около 1.5 м через каждые 2—3 сут с момента распускания почек и до полного прекращения роста хвои. Объем выборки по каждому объекту исследований — 75 хвоинок. Величину суточного прироста определяли как разницу в длине хвои между последующим и предшествующим наблюдениями, деленную на число суток этого периода.

Климатические данные регистрировали на Сулажгорской метеостанции (Петрозаводская гидрометобсерватория), расположенной в 3 км юго-западнее Ботанического сада. Все выборки проверены на закон нормального распределения. Коэффициент корреляции, показатель степени влияния фактора и различия между средними величинами оценены на достоверность. Показатель точности опыта довольно высок (2—3 %), а коэффициент вариации невелик (10—15 %).

Результаты и их обсуждение

Проведенные исследования позволили установить, что сроки начала распускания почек изучаемых видов ели могут варьировать по годам в пределах 2—3 нед. Подобную изменчивость наблюдали В. В. Смирнов (1964) и Н. В. Шкутко (1991). По мнению этих авторов, в годы с теплой и дружной весной разница в сроках распускания почек в пределах одного вида гораздо меньше, чем в годы с холодной и затяжной весной. Наши данные согласуются с этими выводами. При сравнении отдельных видов ели выяснилось, что раньше всего начинается рост хвои у аборигенного вида *P. abies* — 13 V—3 VI. Остальные виды вступают в эту фазу на 3—6 сут позже (табл. 2).

Сроки прекращения роста хвои также сильно варьируют по годам и различаются на 3—22 сут. При этом разница в сроках у отдельных видов ели может составлять от 3 до 6 нед, что согласуется с результатами, полученными ранее С. А. Потаповой (1983). У аборигенного вида *P. abies* рост хвои прекращается 25 VI—2 VIII. У интродуцированных видов эта фенофаза заканчивается на 3—14 сут позже.

Погодичные изменения в сроках начала и окончания роста хвои вызывают изменения и в продолжительности ее формирования, которая в зависимости от вида варьирует от 15 до 81 сут (табл. 3). Наиболее продолжительный рост характерен для *P. abies* (25—81 сут), а наиболее короткий — для *P. mariana* (18—36 сут).

ТАБЛИЦА 2

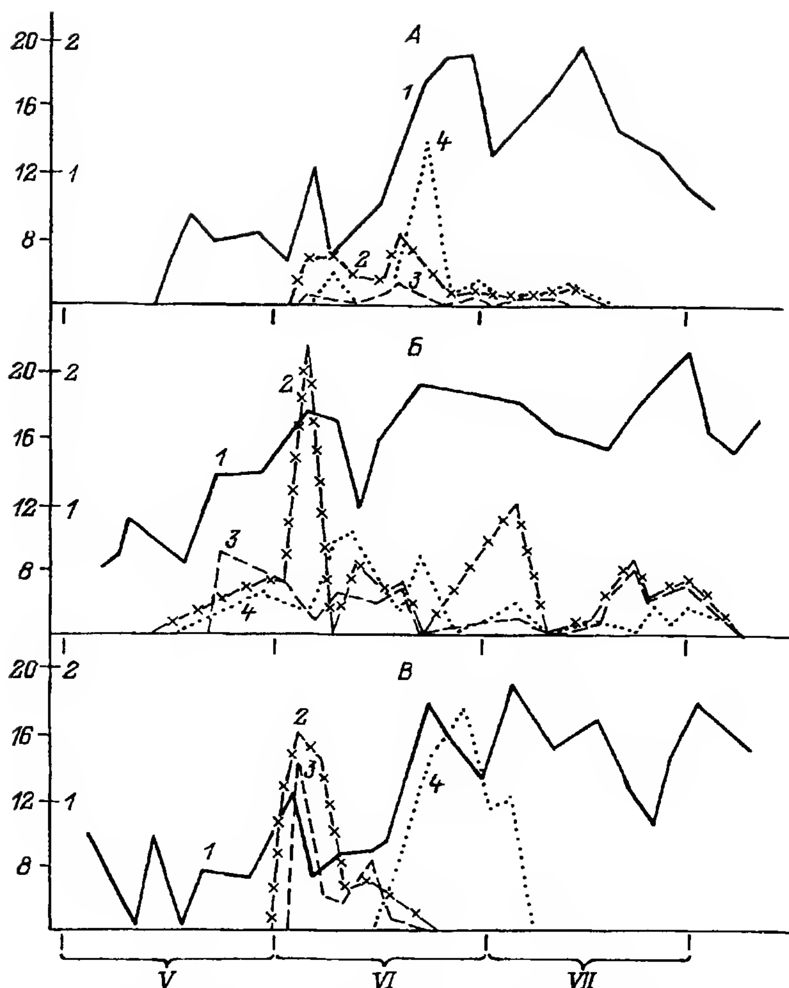
Температурный режим воздуха в период роста хвои у различных видов ели

Вид	Годы наблюдений	Начало роста			Кульминация прироста			Окончание роста		
		дата	среднесуточная температура воздуха, °С	сумма градус-часов	дата	среднесуточная температура воздуха. °С	сумма градус-часов	дата	среднесуточная температура воздуха, °С	сумма градус-часов
Picea pungens	1988	7 VI	20.7	448	24—26 VI	22.2	738	22 VII	20.4	1249
	1989	16 V	13.2	292	13—15 VI	11.0	695	2 VIII	21.2	1556
	1990	15 VI	16.8	450	29 VI—1 VII	16.0	520	9 VII	22.5	633
P. canadensis	1988	6 VI	20.9	436	13—16 VI	13.9	552	18 VII	23.2	1164
	1989	13 V	11.5	254	30 V—2 VI	13.8	492	2 VIII	21.2	1554
	1990	4 VII	14.6	284	29—31 V	8.9	259	18 VI	14.4	384
P. mariana	1988	9 VI	11.5	471	17—19 VI	17.8	599	18 VII	23.2	1164
	1990	7 VI	6.3	300	10—14 VI	8.3	346	25 VI	16.8	450
P. obovata	1988	6 VI	20.9	436	13—16 VI	13.9	552	22 VII	23.2	1249
	1989	19 V	10.0	323	23—29 V	13.8	444	25 VII	15.0	1398
	1990	4 VI	17.2	292	10—14 VI	8.3	346	2 VII	10.6	522
P. abies	1988	3 VI	8.0	381	20—23 VI	21.7	673	22 VII	20.4	1249
	1989	13 V	11.5	254	3—5 VI	13.8	543	2 VIII	21.2	1556
	1990	1 VI	7.6	268	4—6 VI	12.5	298	25 VI	14.2	450

ТАБЛИЦА 3

Показатели прироста хвои различных видов ели

Вид	Годы наблюдений	Максимальный суточный прирост, мм	Годичный прирост, мм	Продолжительность роста, сут
Picea pungens	1988	1.2	23.2	45
	1989	0.8	29.8	78
	1990	1.7	22.4	15
P. canadensis	1988	0.4	20.3	42
	1989	0.4	24.0	81
	1990	0.4	17.9	14
P. mariana	1988	0.3	15.5	36
	1990	1.1	14.6	18
P. obovata	1988	0.3	14.4	46
	1989	0.6	16.3	67
	1990	0.8	11.3	28
P. abies	1988	0.6	23.5	79
	1989	2.2	22.5	81
	1990	2.0	20.8	25



Сезонная динамика температуры воздуха и суточного прироста хвои ели.

Годы: *А* — 1988, *Б* — 1989, *В* — 1990. *1* — температура воздуха; *2* — *Picea abies*; *3* — *P. canadensis*; *4* — *P. pungens*. По горизонтальным осям — календарные месяцы. По вертикальным осям: слева — температура воздуха, °С; справа — суточный прирост, мм.

Установлено, что время кульминации прироста хвои также довольно существенно изменяется по годам. Быстрее всего эта фаза наступает у *P. obovata* и *P. canadensis* (13—16 VI), а позже всего — у *P. pungens* (24—26 VI). Максимальный прирост хвои у разных видов ели также варьирует в широких пределах. Его наибольшая величина (в среднем 1.2—1.6 мм/сут) обнаружена у *P. pungens* и *P. abies*. У других изучаемых видов этот показатель меньше в 2—3 раза. Следует подчеркнуть, что погодичная изменчивость величины максимального прироста у этих видов может достигать 50—300 % (см. рисунок).

Обнаруженная значительная изменчивость в продолжительности и интенсивности роста хвои обусловливает и соответствующее различие в величине годичного прироста хвои. Длина хвои у *P. obovata* при этом может различаться в 1.5 раза, а у других видов — не больше чем на 15—30 %. Из данных табл. 3 следует, что наибольшая длина хвои (в среднем 25.1 мм) формируется у *P. pungens*. У *P. abies* и *P. canadensis*

ее размеры несколько меньше (20—22 мм), а у *P. mariana* и *P. obovata* составляет всего 14—15 мм. Анализ результатов исследований свидетельствует о том, что величина годичного прироста хвои обусловливается в основном интенсивностью, а не продолжительностью роста. Так, длина хвои у *P. pungens* больше, чем у *P. obovata*, в среднем почти в 2 раза. При этом скорость роста хвои у первого вида в 2—3 раза больше, а продолжительность их роста примерно одинакова.

Физиологические реакции растений, в том числе и ростовые, определяются диапазоном толерантности вида к факторам среды (закон Шелфорда). Следовательно, установив значения факторов среды в ключевые периоды роста, а также форму и силу корреляционной связи между динамикой прироста и изменчивостью этих факторов, можно судить о степени их соответствия требованиям организма.

По данным 3-летних наблюдений, начало распускания почек при наиболее низкой среднесуточной температуре воздуха (6.3—11.5 °С) отмечалось у *P. abies* и *P. mariana* (табл. 2). У остальных видов этот процесс отмечается при 10.0—20.9 °С. Следовательно, начало роста хвои у изучаемых видов не обусловливается строго определенной температурой воздуха, о чем свидетельствуют ее различия в этот период на 5—11 °С. Тем не менее особенности видов по их требовательности к данному фактору в этот момент просматриваются с достаточной очевидностью.

Связь наступления данной фенофазы с температурой воздуха обнаружена и другими исследователями (Фролова, 1979; Шкутко, 1991).

Известно, что на жизнедеятельность растения оказывает влияние не только текущее, но и предшествующее какому-либо процессу состояние среды. Одним из параметров, позволяющих охарактеризовать тепловой режим среды за период с момента перехода температуры воздуха через 0 °С до начала той или иной фенофазы, является сумма градус-часов. Как выяснилось, этот показатель для начала роста хвои гораздо более стабилен, чем просто текущая температура воздуха. Оказалось, что рост хвои *P. obovata* начинается при 254—381 град-ч, а у интродуцированных видов ели — при 254—471 град-ч. Подобная связь обнаружена и Л. А. Фроловой (1979). Во время прекращения роста хвои среднемесячная температура воздуха и сумма градус-часов варьируют в широких пределах — 11—23 °С и 380—1550 град-ч соответственно. Эти данные свидетельствуют о том, что сроки прекращения роста хвои у представителей рода *Picea* не связаны с температурным режимом, а скорее всего обусловлены генотипом. Результаты исследований Л. А. Фроловой (1979) показали, что для всех интродуцентов рода *Picea* тепла вполне достаточно для завершения годичного цикла развития вегетативных почек.

Обнаружено, что в период кульминации прироста хвои температура воздуха и сумма градус-часов могут изменяться в 1.5—2 раза. Подобная широкая вариация температурного режима указывает на отсутствие явного влияния данных параметров на кульминацию прироста у всех изучаемых видов.

Наиболее приспособленным к местным экологическим условиям бесспорно является аборигенный вид *P. abies*, который наиболее оптимально реагирует на изменчивость факторов среды. Следовательно, о степени адаптированности интродуцентов можно предположительно судить путем сравнения динамики их роста и роста аборигенного вида, прибегая к помощи корреляционного анализа.

Проведение такого анализа позволило обнаружить прямую и довольно тесную связь ($r = 0.7—0.9$) между динамикой прироста хвои *P. abies* и аналогичным показателем *P. canadensis*. В отношении *P. mariana* эта связь почти в 2 раза слабее. Корреляция динамики прироста аборигенного и остальных изучаемых видов ели не обнаружена. Величина коэффициента корреляции у последних составляет 0.4—0.8. Следовательно, можно предположить, что ростовые реакции у этих видов интродуцентов весьма сильно отличаются от таковых у аборигенного вида.

Проведение дисперсионного анализа позволило выявить силу влияния некоторых экологических факторов на динамику прироста хвои изучаемых видов ели (табл. 4). Выяснилось, что сила этого влияния может весьма заметно изменяться как по годам, так и между годами. Например, температура воздуха обеспечивает изменчивость

ТАБЛИЦА 4

Показатель силы влияния экологического фактора на рост хвои различных видов ели

Годы наблюдений	*Picea pungens*	*P. canadensis*	*P. mariana*	*P. obovata*	*P. abies*
			Температура воздуха		
1988	0	38	47	30	9
1989	34	64	59	60	21
1990	22	0	75	77	96
			Влажность воздуха		
1988	12	10	5	0	6
1989	82	15	68	3	2
1990	99	4	0	4	98
			Атмосферные осадки		
1988	5	8	5	0	9
1989	32	86	11	8	57
1990	40	1	11	7	10

прироста хвои у *P. pungens* до 34, а у *P. abies* — до 96 %. Влажность воздуха может почти полностью определить интенсивность роста хвои у этих видов ели. Наоборот, формирование хвои у *P. obovata* определяется данным фактором всего на 3—4 %. Атмосферные осадки почти не влияют на рост хвои *P. obovata* и *P. mariana*, а в отношении других видов ели иногда почти наполовину обеспечивают изменчивость прироста хвои.

Выводы

1. Распускание вегетативных почек у *Picea abies* (аборигенного вида) начинается на 1—3 нед раньше, чем у интродуцированных видов.

2. Ранее всего кульминация прироста хвои происходит у *P. obovata* и *P. canadensis*, а позже всего — у *P. pungens*. При этом наибольшая величина прироста характерна для *P. abies* и *P. pungens*, у других видов она в 2—5 раз меньше.

3. Сроки начала, кульминации и окончания роста хвои под влиянием экологических факторов очень сильно варьируют из года в год.

4. Наиболее длинная хвоя формируется у *P. pungens* и *P. abies*. Величина данного показателя обусловливается в основном интенсивностью, а не продолжительностью ее роста.

5. Динамика прироста хвои у интродуцентов весьма заметно отличается от таковой у аборигенного вида (как специфическая реакция на конкретные экологические условия того или иного вегетационного периода).

6. Начало распускания почек у ели в известной мере зависит от температурного режима воздуха.

7. Степень влияния экологических факторов на рост хвои весьма заметно меняется по годам и различается по отдельным видам ели.

Исследования проводились по научной теме программы «Университеты России» (грант 2-101-24-39).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Елагина В. А., Луканина В. Г. Некоторые особенности роста хвои сибирских пород // Изв. вузов СССР. Лесн. журн. 1972. № 1. С. 9—12.

Лапин П. И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюл. ГБС АН СССР. 1967. Вып. 65. С. 12—18.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 95 с.

Потапова С. А. Сезонное развитие интродуцированных сосен // Изв. вузов СССР. Лесн. журн. 1983. N5. с. 21—23.

Сбоева Р. М. Сезонный рост сосны и ели в южной Карелии // Лесные растительные ресурсы южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 95—105.

Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М., 1964. 167 с.

Фролова Л. А. Термический фактор и фаза сезонного развития представителей рода ель в ботаническом саду МГУ на Ленинских горах // Термический фактор в развитии растений различных географических зон. Матер. Всесоюз. конф. М., 1979. С. 32—34.

Шестопалова В. В. Итоги интродукции сосновых (*Pinaceae* Lindl.) на Среднерусской возвышенности и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 22 с.

Шутко Н. В. Хвойные Белоруссии. М., 1991. 263 с.

Петрозаводский государственный университет Получено 9 XII 1996

SUMMARY

Five species of the genus *Picea* have been studied in the Botanical garden of the Petrozavodsk University in a subzone of the middle taiga. Reliable differences among the species in dynamics of shoot growth were found. The value of the annual increase in shoot length is determined essentially by the rate rather than duration of growth. Differences in dynamics of shoot growth between aboriginal and introduced species are revealed. These differences are connected with the specific sponce of a given species to the ecological conditions of this or that period of vegetation. The pattern of the seasonal growth increment of shoot is shown to be dependent essentially on the temperature regime and to a lesser extent on the humidity and atmosphere precipitations.

УДК 581.9(471.43) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© И. В. Благовещенский

ГЕРБАРИЙ А. П. ШЕННИКОВА В ФОНДАХ УЛЬЯНОВСКОГО ОБЛАСТНОГО КРАЕВЕДЧЕСКОГО МУЗЕЯ

I. V. BLAGOVESHCHENSKY. A. P. SHENNIKOV'S HERBARIUM OF THE ULYANOVSK LOCAL LORE MUSEUM

Приведены сведения о составе гербария, собранного Александром Петровичем Шеннниковым и его сотрудниками в 1914—1921 гг., нстории его создания н современном состояннн. Гербарий насчнтывает 550 гербарных листов с 337 видамн сосудистых растений.

В основу гербария были положены материалы геоботанического обследования лугов, собранные Александром Петровичем Шенниковым в 1914—1921 гг. на территории Симбирской губернии (ныне это Ульяновская обл., частично территория Пензенской и Самарской областей, Мордовии, Чувашии и Татарстана). В геоботанических исследованиях принимали участие студенты учебных заведений Петербурга, в том числе Высших (Бестужевских) курсов. Среди них — известный впоследствии ученый-геоботаник Ивонна Донатовна Богдановская-Гиенэф (ею изучались Сурские луга и собирался гербарий в Алатырском и Курмышском уездах в 1915—1917 гг.).

Симбирский период жизни А. П. Шенникова подробно описан в нашей работе (Благовещенский, 1989), где приводятся ссылки на материалы фондов Государственного архива Ульяновской обл.

Шенниковым и его сотрудниками за период 1914—1921 гг. были проведены маршрутные и стационарные исследования лугов по рекам Барыш, Сура, Свияга, Волга, а также водораздельных лугов и лесных угодий вне речных долин (уезды Курмышский, Ардатовский, Алатырский, Буинский, Симбирский, Карсунский, Сенгилеевский, Сызранский). Исследования сопровождались сбором богатого гербария, который должен был стать основой экспозиции лугового музея в Симбирске (ныне Ульяновск). Шенников уделял большое внимание созданию такого музея и считал его появление в городе одним из естественных результатов завершения исследования лугов. О последних Шенников (1919: 3) писал: «В отношении качественном луга Симбирской губернии замечательно разнообразны. Без преувеличения можно сказать, что Симбирская губерния занимает в этом отношении выдающееся, если не исключительное положение среди других местностей Европейской России».

В дальнейшем луговой музей, по мнению Шенникова, должен был разрастись в общий сельскохозяйственный музей Губземства. Однако этим планам не суждено было сбыться. Помещения и средств для музея не нашлось. Гербарий был передан на хранение в Симбирский естественно-исторический музей (ныне Ульяновский областной краеведческий музей). Сколько всего гербарных листов было передано Шенниковым музею, сейчас сказать трудно. Имеются лишь указания на то, что при составлении перечня необходимых экспонатов он считал возможным иметь свыше 800 видов растений в количестве 5000 гербарных листов.[1]

К настоящему времени сохранилось 550 гербарных листов, относящихся к 337 видам растений. Много гербария погибло из-за неудовлетворительных условий хранения (затопление водой полуподвальных помещений, сырость, зараженность грибками). Сохранившийся гербарий отреставрирован, систематизирован, занесен в инвентарную книгу, автором данной статьи на него составлены коллекционная опись и картотека. В гербарии семейства располагаются по алфавиту, роды в пределах семейств и виды в пределах родов — также по алфавиту. Гербарные листы хранятся в специально сделанных папках. Растения наклеены на картон бумажными полосками (т. е. у отреставрированных образцов сохранен характер монтировки Шенникова).

Представленные в гербарии 337 видов относятся к 5 отделам: *Lycopodiophyta* (2 вида), *Equisetophyta* (7 видов), *Polypodiophyta* (10 видов), *Pinophyta* (1 вид), *Magnoliophyta* (317 видов).

Гербарий включает в себя 61 семейство. Наиболее полно представлены: *Caryophyllaceae* (41 вид), *Brassicaceae* (34), *Poaceae* (32), *Cyperaceae* (30), *Ranunculaceae* (21), *Chenopodiaceae* (20), *Fabaceae* (18), *Salicaceae* (13), *Liliaceae* (10), *Geraniaceae* (7), *Orchidaceae* (7), *Violaceae* (7), *Juncaceae* (7); *Equisetaceae* (7), *Potamogetonaceae* (6).

Многие семейства отсутствуют из-за того, что часть гербария уничтожена, в том числе такие массовые, как *Asteraceae*, *Apiaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* (всего во флоре Ульяновской области насчитывается 115 семейств).

Из представленных в гербарии видов 264 собраны на территории, ныне относящейся к Ульяновской обл. Причем 4 вида в последнее десятилетие здесь не отмечались: *Gypsophila fastigiata* L.,[2] *Carex capillaris* L., *C. buxbaumii* Wahlenb., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. Возможно, виды исчезли в результате интенсивного хозяйственного освоения территории, а возможно, были просто не замечены последующими исследователями. Например, *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze и *Carex pediformis* C. A Mey., представленные в гербарии Шенникова, были обнаружены в Ульяновской обл. лишь в последние годы. Тем не менее факт сокращения числен-

[1] *Шенников А. П.* Доклад об устройстве лугового музея. Рукопись, 1917 г. (Государственный архив Ульяновской области. Ф. 46. Оп. 10. Ед. хр. 243).

[2] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

ности или исчезновения видов в ряде местообитаний очевиден. Так, *Gladiolus imbricatus* L., который в 1916 г. указывался для окр. с. Куроедово (ныне р. п. Барыш), сейчас там не встречается. Из 264 видов гербария, собранных на территории Ульяновской обл., 31 вид относится в настоящее время к редким и исчезающим для области. Среди них *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Equisetum ramosissimum* Desf., *Carex atherodes* Spreng., *C. diluta* Bieb., *C. melanostachya* Bieb. ex Willd., *Herminium monorchis* (L.) R. Br., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Orchis militaris* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Paeonia tenuifolia* L. Последние 3 вида занесены в Красную книгу России (Красная..., 1988).

Кроме того, в гербарии имеются редкие для всей центральной части Приволжской возвышенности виды, собранные за пределами современных границ Ульяновской обл.: *Acorus calamus* L., *Cypripedium macranthon* Sw., *Najas major* All., *Nardus stricta* L., *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth, *Asplenium ruta-muraria* L., *Carex distans* L. Последние 2 вида на территории Ульяновской обл. никогда не отмечались.

Особый интерес представляют гербарные образцы богатейших волжских пойменных лугов, ныне навсегда утраченных из-за затопления их водами Куйбышевского водохранилища.

Таким образом, научная ценность симбирского гербария Шенникова, а также связанных с ним научных работа (Шенников, 1919, 1924, 1930) состоит еще и в том, что они дают возможность сравнить флору и растительность начала и конца XX в., а значит, и сделать практические выводы для охраны и восстановления коренной растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский И. В. Симбирский период деятельности А. П. Шенникова // Краеведческие записки. Ульяновск, 1989. Вып. 8. С. 158—167.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 594 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Луга Симбирской губернии. Симбирск, 1919. Вып. 1. 204 с.

Шенников А. П. Луга Симбирской губернии. Самара, 1924. Вып. 2. 70 с.

Шенников А. П. Волжские луга Средневолжской области (по материалам геоботанических исследований в 1914—1921 годах в бывшей Симбирской губернии). Ульяновск, 1930. 386 с.

Ульяновский государственный университет
Ульяновск

Получено 24 II 1997

SUMMARY

Information on the herbarium collected by Alexandr Petrovich Shennikov and his associates in 1914—1921 as well as its history and present condition is given. The herbarium includes 550 sheets representing 337 species of plants.

УДК 581.13 : 581.52 (23.03) (479.25) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© А. Н. Зироян, Р. К. Симонян, В. А. Давтян, А. В. Арустамян

О СОДЕРЖАНИИ ТРОФИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ У АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ АРМЕНИИ

A. N. ZIROIAN, R. K. SIMONIAN, V. A. DAVTIAN, A. V. ARUSTAMIAN.
THE CONTENTS OF THE TROPHIC SUBSTANCES IN ALPINE PLANTS OF ARMENIA

Изучено содержание трофических веществ (углеводов и азотистых соединений) у 15 видов альпийских растений горы Арагац на высоте 3200 м над ур. м. Установлено, что адаптационные процессы высокогорных биоморф осуществляются главным образом путем повышения уровня интеграции корне-листового обмена при сокращении расстояния между этими органами. Причем в органах растений усиливается синтез трофических веществ, особенно углеводов и азотистых соединений. Это способствует повышению их устойчивости к экстремальным условиям существования.

В высокогорном поясе Армении (2600—3700 м над ур. м.) в основном преобладают петрофильные виды, экологическая эволюция которых шла в направлении возрастающей крио- и психрофилизации. Для них характерны также геофитизация и миниатюризация, сопровождающаяся качественной перестройкой метамеров более высокого порядка (шпалерность, подушковидность, кочкообразность, розеточность и дернообразность жизненных форм) (Восканян, 1966; Нахуцришвили, 1976; Мазуренко, 1986). Приспособление альпийских растений к экстремальным условиям высокогорий происходит путем изменения их физиолого-биохимических показателей (Рейнус, 1964; Лархер, 1978; Горышина, 1979; Зироян, Казарян, 1987). Цель нашей работы — изучение содержания некоторых трофических веществ в надземных и подземных органах альпийских растений.

Материал и методика

Исследования проводили в 1991—1995 гг. в альпийском поясе горы Арагац (3200 м над ур. м.) на высокогорном ботаническом стационаре Института ботаники Национальной академии наук Республики Армения.

Изучали следующие 15 видов альпийских растений, произрастающих в ковровых (*Alchemilla grossheimii* Juz., *Astragalus incertus* Ledeb., *Campanula tridentata* Schreb., *Chamaesciadium acaule* (Bieb) Boiss., *Cirsium tomentosum* C. A. Mey., *Myosotis alpestris* F. W. Schmidt, *Sibbaldia semiglabra* C. A. Mey., *Taraxacum stevenii* DC., *Trifolium ambiguum* Bieb., *Veronica gentianoides* Vahl), луговых (*Carex orbicularis* Boott, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.) и петрофитных (*Delphinium foetidum* Lomak., *Nepeta supina* Stev., *Thymus rariflorus* C. Koch) сообществах.

Фитомассу изучаемых видов по фракциям (надземная часть — стебель, лист; подземная — корень, корневища, луковицы) определяли в соответствии с общепринятым методом (Родин и др., 1968). При изучении подземных органов растений в исследуемых ассоциациях выкапывали траншеи до 1 м длиной и 1 м глубиной. В период цветения растения фиксировали надземную и подземную фитомассу, затем с 3—4-кратной повторностью определяли содержание растворимых сахаров (Ермаков и др., 1952), крахмала (Островский, Евницкая, 1960), форм азота (Белозерский, Проскуряков, 1951), свободных аминокислот (Маркосян, 1958). Показатель точности опыта не превышает ±7 %.

Результаты и обсуждение

Содержание углеводов в надземных и подземных органах растений резко различно и варьирует соответственно от 0.47 до 7.64 и от 0.77 до 5.87 % на 1 г сух. массы (табл. 1). Наименьшее содержание (особенно в надземных органах) отмечено у петрофильных видов. Вероятно, это связано с быстрым расходованием углеводов в

ТАБЛИЦА 1

Содержание углеводов в альпийских растениях Армении

Вид	Углеводы, % на 1 г сух. массы		
	растворимые сахара	крахмал	сумма углеводов
Alchemilla grossheimii	0.90/2.25	4.50/3.15	5.40/5.40
Astragalus incertus	0.45/2.21	0.74/3.18	1.19/5.39
Campanula tridentata	2.11/0.57	5.30/3.16	7.41/3.73
Chamaesciadium acaule	2.71/1.35	4.93/2.84	7.64/4.19
Cirsium tomentosum	1.80/0.92	0.60/4.95	2.40/5.87
Myosotis alpestris	1.42/0.86	2.12/4.05	3.54/4.91
Sibbaldia semiglabra	3.94/0.92	3.29/2.29	7.23/3.21
Taraxacum stevenii	0.66/0.24	4.95/0.53	5.61/0.77
Trifolium ambiguum	2.84/0.47	3.46/0.45	6.30/0.92
Veronica gentianoides	2.88/0.45	2.95/2.78	5.83/3.23
Carex orbicularis	1.34/2.28	0.47/0.16	1.81/2.44
Deschampsia cespitosa	1.80/0.45	1.80/4.85	3.60/5.30
Delphinium foetidum	0.21/2.25	1.14/1.35	1.35/3.60
Nepeta supina	0.32/0.45	0.61/1.35	0.93/1.80
Thymus rariflorus	0.17/0.38	0.30/3.63	0.47/4.01

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой — надземная часть растений, под чертой — подземная.

более термофильных условиях произрастания (если в ковровых фитоценозах за вегетационный период (июль—август) температура почвы на глубине 5 см в среднем составляет 12 °С, 15 см — 10, 25 см — 9.5, 35 см — 9.5, 45 см — 9 °С, то в петрофитных сообществах — соответственно 20.5, 14.5, 12.5, 11.5, 11 °С (Зироян, 1988)).

Для надземной и подземной частей растений характерно в основном повышенное содержание крахмала по сравнению с растворимыми сахарами. Причем из 15 изученных видов у 11 в надземной части больше накапливался крахмал, и лишь у 3 видов содержание сахаров превалировало. По сумме углеводов в надземных органах на первое место выходят виды ковровых сообществ (что свидетельствует о кормовой ценности этих растений). При исследовании содержания различных форм азота выявлено (табл. 2), что большинство видов больше накапливало белковый и небел-

ТАБЛИЦА 2

Содержание азотистых соединений в альпийских растениях Армении

Вид	Азот, мг/г сух. массы		Аминокислоты, мг/г сух. массы	
	белковый	небелковый	сумма незаменимых	общая сумма
Alchemilla grossheimii	31.99/16.35	5.21/1.65	12.01/1.14	44.59/6.07
Astragalus incertus	23.28/16.47	9.02/7.23	4.22/2.23	27.91/13.07
Campanula tridentata	16.58/14.79	6.19/3.41	3.75/0.22	20.30/2.39
Chamaesciadium acaule	20.92/14.3	8.67/5.22	3.95/0.58	15.50/6.66
Cirsium tomentosum	8.50/7.48	6.00/6.72	3.55/0.61	20.88/7.54
Myosotis alpestris	18.07/13.84	8.03/4.36	3.80/1.57	18.08/9.14
Sibbaldia semiglabra	14.00/9.90	6.01/1.60	9.21/0.90	16.80/7.07
Taraxacum stevenii	24.13/17.99	8.17/1.81	10.43/0.89	43.22/9.29
Trifolium ambiguum	24.13/18.90	8.47/3.60	5.99/1.14	27.41/16.53
Veronica gentianoides	16.41/14.01	7.28/3.47	6.89/0.48	25.10/3.01
Carex orbicularis	10.04/9.14	3.96/2.43	3.38/0.30	15.32/1.39
Deschampsia cespitosa	8.49/7.14	6.31/5.56	3.72/0.74	23.45/7.38
Delphinium foetidum	17.96/10.62	8.74/4.38	5.78/0.85	27.51/4.18
Nepeta supina	16.26/15.19	6.24/1.81	3.79/0.31	17.62/1.73
Thymus rariflorus	17.31/12.39	3.39/0.81	2.63/0.13	12.52/1.87

ковый азот в надземной части, чем в подземной, что, по-видимому, связано с интенсификацией фотосинтеза с активным включением азота в белковые соединения. Как и в случае углеводов, между видами существуют заметные различия в содержании форм азота. Наибольшим накоплением общего азота в надземной сфере отличается *Alchemilla grossheimii*, наименьшим — *Carex orbicularis*. Особенно высокое содержание белковой формы азота в надземной сфере отмечено у представителей бобовых. В основном такая же картина обнаруживается и для корневой сферы.

В азотном обмене растений значительное место занимают аминокислоты. Наши исследования показали (табл. 2), что у всех видов в надземной части по сравнению с корнями больше общих и незаменимых аминокислот. Повышенное накопление аминокислот в надземных частях растений высокогорий является предпосылкой для активного синтеза белка, направленного на повышение их устойчивости к экстре-

мальным условиям существования. Высоким содержанием аминокислот в надземной части характеризуются *Taraxacum stevenii* и *Alchemilla grossheimii*, низким — *Thymus rariflorus*. В подземной части большим накоплением аминокислот выделяются в основном бобовые. Это, по-видимому, является филогенетически обусловленной особенностью данного семейства, что коррелирует с результатами накопления белкового азота.

Следует также подчеркнуть, что в качественном отношении аминокислоты надземной и подземной частей одного и того же вида неидентичны, а разница аминокислотного набора составляет от 1 до 4 компонентов.

Таким образом, адаптационные процессы альпийских растений осуществляются с помощью нарастания общего уровня интеграции корне-листового обмена, что привело к повышению их устойчивости в условиях высокогорий. Причем морфофизиологическая адаптация растений шла в направлении уменьшения размеров тела и сокращения расстояния между полярно расположенными ассимилирующими и метаболическими органами — корнями и листьями. В связи с этим уровень синтеза трофических веществ является той физиологической основой, которая определяет интенсивность жизненных процессов растений, произрастающих в высокогорьях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белозерский А. И., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951. 388 с.

Восканян В. Е. О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 257—265.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Мурри И. К. Методы биохимического исследования растений. М.; Л., 1952. 516 с.

Зироян А. Н. Фитоценотическая характеристика и продуктивность основных типов растений Армении: Дисс. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 458 с.

Зироян А. Н., Казарян В. В. О некоторых биологических особенностях альпийских растений в условиях Ереванского ботанического сада // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 807—812.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 382 с.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 209 с.

Маркосян Л. С. Количественное определение аминокислот методом хроматографии на бумаге // Изв. АН Арм. ССР. Биол. и с.-х. науки. 1958. Т. 11. № 12. С. 117—127.

Нахуцришвили Г. Ш. Жизнь растений в экстремально-высокогорных условиях Кавказа // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1976. Т. 2. № 2. С. 132—140.

Островский А. Н., Евницкая И. А. Лабораторный практикум по курсу «Общая технология пищевых веществ». М., 1960. 350 с.

Рейнус Р. М. Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Душанбе, 1964. 137 с.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 142 с.

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 23 I 1997

SUMMARY

The results of the analysis of the trophic substances (carbohydrates and nitrogenous compounds) in 15 species from the mountain Aragats (altitude of 3200 m) are presented. High level of integration of the root-leaf metabolism with decreasing distance between these organs becomes evident. The synthesis of carbohydrates and nitrogenous compounds increases. This favours the stability of the alpine plants under the extreme conditions of high mountains.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998 (470.6)

© А. А. Алиева

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *PSEPHELLUS* (*ASTERACEAE*) С СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. A. ALIEVA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *PSEPHELLUS* (*ASTERACEAE*) FROM THE NORTHERN CAUCASUS

Приведены описания 3 новых эндемичных видов рода *Psephellus* из различных районов Северного Кавказа: *P. alexeenkoi* и *P. gamidii* — из внутригорного Дагестана, *P. pseudoandinus* — из горной Ингушетии.

Род *Psephellus* Cass. характеризуется наличием большого числа локальных эндемичных видов, таких как *P. andinus* Galushko et Alieva, *P. annae* Galushko, *P. cherepanovii* Alieva, *P. hymenolepis* (Trautv.) Boiss. и др., происхождение которых связано с климатическими, эдафическими, историческими факторами.

В последние годы обнаружены новые эндемичные восточнокавказские виды рода, материалы о которых были подготовлены к публикации в сборнике «Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории», издаваемом Чечено-Ингушским государственным университетом в г. Грозном. Однако внезапная смерть Анатолия Ивановича Галушко, основателя и редактора сборника, известного ученого-ботаника, а также события последних лет в Чечне не оставляют надежды на то, что сборник увидит свет.

Настоящая статья содержит диагнозы новых видов.

Psephellus alexeenkoi Alieva sp. nov. (sect. *Psephellus*). — Perennis. Radix longa, lignosa, crassa, simplex, multiceps, caudice evoluto. Caules numerosi, erecti, 20—25 cm alt. inferne ramosi, araneosi, costulati, tota longitudine dense foliosi. Folia supra dense araneosa, griseola glandulis multis obsita, subtus griseolo-tomentosa; radicalia numerosa ad 6—7 cm lg., curcuitu late ovata, pinnatisecta, segmento terminali 2 cm lg., 0.6—1.0 cm lt., ovato vel ovato-lanceolato, apice obtusato vel acuto, in mucronem cartilagineum; basi cuneatum, integerrimum vel grosse dentatum abeunte; lateralibus 3—4 jugis, ellipticis, 1.0—1.5 cm lg., 0.3—0.4 cm lt., basi dentatis, apice acutis vel obtusatis in mucrones cartilagineos abeuntibus; folia caulina in numero 8—10, valde diminuta, basalia pinnatisecta, segmentis lateralibus 2—3 jugis, lanceolato-ellipticis; suprema oblongo-lanceolata, apice acutata, omnia mucrones cartilagineos gerentia, integerrima. Calathidia solitaria parvula. Involucri ovato-cilindrici, 1.2—1.4 cm lt., phylla appendicibus rotundis, 3—4 mm lg., 3—5 mm lt., albis vel flavescentibus, dorso brunneis, margine late albo-membranaceis, fimbrillis albis, 3—4 mm lg.; receptaculi setae albae, 6—7 mm lg. Flores rosei, marginales leviter radiantes. Achaenia brunnea, 4—5 mm lg., pappus simplex, 2—3 mm lg. Fl. VII—VIII.

Typus: Daghestania. Fauces fl. Avarskoё Kojsu. Jugum Gamczil. Distr. Sovetskyi, prope pag. Cekob, 1300—1400 m s. m., in declivibus australibus schistosis, 23 VI 1976, A. Alieva (LE).

Affinitas. Speciei *P. galushkoi* Alieva (sect. *Psephellus*) appropinquat sed caulibus numerosis, segmentis lanceolato-ellipticis (non linearibus), involucris ovato-cylindricis (non ovatis), pubescentia atque habitu bene differt.



Ареалы видов *Psephellus alexeenkoi (1), P. gamidii (2), P. pseudoandinus (3).*

Area geographica. Daghestania. Fauces fl. Avarskoë Kojsu (figure, *1*). Species endemica.

Habitat. In declivibus schistosis.

In honorem florae Caucasi investigatoris Th. Alexeenko nominatur.

Многолетник. Корень длинный, деревянистый, простой, многоглавый с развитым каудексом. Стебли многочисленные, прямостоячие, мелкоребристые, по всей длине густо облиственные. Листья сверху густопаутинистые, сероватые, с многочисленными железками, снизу серовато-войлочные. Прикорневые листья многочисленные, до 6—7 см дл., в очертании широкояйцевидные, перисто-рассеченные, с верхушечным сегментом 2 см дл., 0.6—1.0 см шир., яйцевидно-ланцетным или яйцевидным, на верхушке притупленным или острым с хрящеватым остроконечием, в основании клиновидным, цельнокрайным или крупнозубчатым; с боковыми сегментами в числе 3—4 пар, эллиптическими, 1.0—1.5 см дл., 0.3—0.4 см шир., при основании зубчатыми, на верхушке острыми или притупленными с хрящеватыми остроконечиями. Стеблевые листья в числе 8—10, сильно уменьшенные; нижние — перисто-рассеченные с 2—3 парами линейно-эллиптических боковых сегментов, верхние — цельные, продолговато-ланцетные, на верхушке заостренные, все с хрящеватыми остроконечиями, цельнокрайные. Корзинки одиночные, мелкие. Обертки яйцевидно-цилиндрические, 1.2—1.4 см шир.; придатки листочков обертки округлые, 3—4 мм дл., 3—5 мм шир., белые или желтоватые, по краям белопленчатые с бурой полосой на спинке, с белыми бахромками 3—4 мм дл.; щетинки цветоложа белые, 6—7 мм дл. Цветки розовые, краевые слегка увеличенные. Семянки коричневые, 4—5 мм дл., хохолок простой, 2—3 мм дл. Цв. VII—VIII.

Тип: Дагестан. Ущелье р. Аварское Койсу, хр. Гамчиль, Советский р-н, близ с. Цекоб, 1300—1400 м над ур. м., на щебнистых склонах южной экспозиции, 23 VI 1976, А. Алиева (LE).

Родство. Сближается с *P. galushkoi* Alieva по величине оберток и строению придатков листочков обертки, от которого хорошо отличается многочисленными стеблями, ланцетно-эллиптическими (а не линейными) сегментами листьев, обертками яйцевидно-цилиндрическими (а не яйцевидными), характером опушения и габитусом.

Распространение. Дагестан, ущелье р. Аварское Койсу (см. рисунок, *1*). Эндемик.

Местообитание. На щебнистых склонах.

Вид назван в честь исследователя флоры Кавказа Ф. Алексеенко.

Psephellus gamidii Alieva sp. nov. (sect. *Schistosi* Alieva). — Planta perennis stolonifera. Caules arcuati vel adscendentes, 25—40 cm alt., costati, dense araneosi, tota longitudine foliosi superne interdum ramosi. Folia supra viridia, dense araneosa, subtus griseolo-tomentosa nervis bene conspicuis; radicalia numerosa ad 4—7, longe petiolata, ad 30—35 cm lg., pinnatisecta, segmento terminali 5—6 cm lg., 1.0—1.5 cm lt., elliptico integerrimo, interdum apice acuto, lateralibus 3—5 jugis oblongis, 2—4 cm lg., 0.6—

1.2 cm lt., integerrimis apice cartilagineo-acutatis, late decurrentibus, rarius folia radicalia integra, oblongo-lanceolata, 8—10 cm lg., 2.0—2.5 cm lt.; folia caulina numerosa, ab 4—5 ad 9—10 cm lg., omnia pinnatisecta, segmentis lateralibus 3—5 jugis, lineari-lanceolatis integerrimis cartilagineo-acutatis, 1.5—3.0 cm lg., 0.2—0.5 cm lt., rarissime subintegra magnidentata; suprema paulo diminuta, calathidio approximata et hoc manifeste superantia. Involucri late cylindrici, 1.2—1.4 cm lt., phylla appendicibus late ovato-lanceolatis, 8—9 mm lg., 3—4 mm lt., albis vel flavescentibus, dorso brunneis, fimbrillis albis vel brunneolis, 3—4 mm lg. Flores rosei, marginales pauci, valde radiantes. Achenia fusca, 5—6 mm lg., pappus duplex, subfuscus. Fl. VI—VII.

Typus: Daghestania, distr. Akuschinskyi, ad pag. Mugi, in clivis australibus schistosis, 1450 m s. m., 6 VII 1975, A. Alieva (LE).

Affinitas. Appendicibus phyllorum atque habitu speciei *P. schistosus* Karjag. (sect. *Schistosi* Alieva) proxima sed stolonibus bene evolutis, foliis radicalibus longe petiolatis segmentis lateralibus late decurrentibus, foliis caulinis majoribus, calathidia multo superantibus et involucris minoribus, late cylindricis (non ellipticis) bene differt.

Area geographica. Daghestania (figure, 2). Species endemica.

Habitat. In declivibus lapidosis.

In honorem florae Caucasi Orientalis investigatoris Abdulgamidii Tejmurovii nominatur.

Многолетник с многочисленными длинными столонами. Стебли дуговидные или приподнимающиеся, 25—40 см выс., ребристые, густопаутинисто опушенные, вверху шиповатые, облиственные по всей длине, в верхней части иногда разветвленные. Листья сверху зеленые, густопаутинистые, снизу серовато-войлочные с хорошо заметными жилками. Прикорневые листья в числе 4—7, длинночерешковые, до 30—35 см дл., перисто-рассеченные; с верхушечным сегментом 5—6 см дл., 1.0—1.5 см шир., эллиптическим, цельнокрайным, иногда на верхушке заостренным; с боковыми сегментами в числе 3—5 пар, продолговатыми, 2—4 см дл., 0.6—1.2 см шир., цельнокрайными, на верхушке хрящевато-заостренными, широко низбегающими; реже прикорневые листья цельные, продолговато-ланцетные, 8—10 см дл., 2.0—2.5 см шир. Стеблевые листья многочисленные, от 4—5 до 9—10 см дл., все перисто-рассеченные с 3—5 парами линейно-ланцетных цельнокрайных хрящевато-заостренных боковых сегментов 1.5—3.0 см дл., 0.2—0.5 см шир., очень редко почти цельные, крупнозубчатые; верхние — немного уменьшенные, приближенные к корзинке и сильно ее превышающие. Обертки широкоцилиндрические, 1.2—1.4 см шир. Придатки листочков обертки широкояйцевидно-ланцетные, 8—9 мм дл., 3—4 мм шир., белые или желтоватые с коричневой полоской на спинке и с белыми или коричневыми бахромками 3—4 мм дл. Цветки розовые; краевые цветки немногочисленные, сильно увеличенные. Семянки бурые, 5—6 мм дл., хохолок двойной, бурый. Цв. VI—VII.

Тип: Дагестан, Акушинский р-н, близ с. Муги, на южных щебнистых склонах, 1450 м над ур. м., 6 VII 1975, А. Алиева (LE).

Паратипы (paratypi). Дагестан, Левашинский р-н, окр. с. Леваши, юго-восточные известняковые склоны, 1200 м над ур. м., 6 VI 1975, А. Алиева; Дагестан, окр. с. Леваши, 6 VII 1976, А. Алиева; Дагестан, Дахадаевский р-н, между селами Кубачи и Урари, VII 1991, А. Теймуров.

Родство. По строению придатков листочков обертки и облику сближается с *P. schistosus* Karjag. (sect. *Schistosi* Alieva), но отличается от него сильно развитыми столонами, длинночерешковыми прикорневыми листьями с широко низбегающими боковыми сегментами, более крупными стеблевыми листьями, значительно превышающими обертку, а также более мелкими широкоцилиндрическими (а не эллиптическими) обертками.

Распространение. Дагестан (см. рисунок, 2). Эндемик.

Местообитание. На каменистых склонах.

Вид назван в честь его коллектора, исследователя флоры Восточного Кавказа Абдулгамида Теймурова.

Psephellus pseudoandinus Galushko et Alieva sp. nov. (sect. *Psephellus*). — Perennis. Radix lignosa caudice evoluto. Caules in numero 2—3, arcuato-adscendentes vel semiprocumbentes, ad 25—30 cm alt., inferne ramosi, costati, usque ad apicem foliosi, pilis araneosis sparse tecti et scabridi. Folia supra viridia, subscabra vel parce setosa, juniora plus minusve araneosa, subtus griseolo- vel albido-tomentosa; radicalia in numero 5—8, lyrata vel interdum interrupte pinnata ad 10—12 cm lg., segmento terminali 2.5—3.5 cm lg., 2.0—2.5 cm lt., late ovato-lanceolato vel cordato, rarius in lobos magnos dissecto, acuto, integerrimo, lateralibus 2—3(4) jugis ovatis vel rotundis 0.6—1.4 cm lg., 0.6—1.1 cm lt., versus folii basin sensim decrescentibus; folia caulina numerosa, basalia radicalibus similia, suprema integra. Involucri globosi, 1.2—1.5 cm lt. Phylla appendicibus ovato-lanceolatis, 5—6 mm lg., 3—4 mm lt., cuspidatis, dorso brunneis, margine late albo-membranaceis; fimbrillis albis, appendicis latitudine brevioribus. Flores laete rosei, marginales radiantes. Achenia fusca, 4—5 mm lg., pappus simplex. Fl. VII—VIII.

Typus: Caucasus Orientalis. Fauces fl. Assa, latus sinistrum adversus pag. Targim, 1150 m s. m., in declivibus lapidosis, 2 VIII 1988, A. Galushko, A. Alieva (LE).

Affinitas. Foliis forma atque habitu speciei *P. andinus* Galushko et Alieva (sect. *Psephellus*) proxima, sed involucris globosis minoribus appendicibus phyllorum minoribus et caulibus magis ramosis folia radicalia multo superantibus bene differt.

Area geographica. Caucasus Orientalis. In angustiis fl. Assa (figure, *3*). Species endemica.

Habitat. In declivibus australibus montanis aridis, 1100—1200 m s. m., in locis lapidosis ad morenae denudationem.

Многолетник. Корень деревянистый с развитым каудексом. Стебли в числе 2—3, дуговидно восходящие или полулежачие, до 25—30 см выс., в нижней части разветвленные, доверху олиственные, ребристые, опушенные редкими паутинистыми волосками и слегка шершавые. Листья сверху зеленые, почти голые или слабощетинистые, молодые более или менее паутинистые, снизу серовато- или беловато-войлочные. Прикорневые листья в числе 5—8, лировидные или иногда прерывчато-перистые, до 10—12 см дл., с верхушечным сегментом 2.5—3.5 см дл., 2.0—2.5 см шир., широкояйцевидно-ланцетным или сердцевидным, реже крупнолопастным, острым, цельнокрайным, с боковыми сегментами в числе 2—3(4) пар, яйцевидными или округлыми, 0.6—1.4 см дл., 0.6—1.1 см шир., постепенно уменьшенными по направлению к основанию листа. Стеблевые листья многочисленные, нижние — сходные с прикорневыми, верхние — цельные. Обертки шаровидные, 1.2—1.5 см шир. Придатки листочков обертки яйцевидно-ланцетные, 5—6 мм дл., 3—4 мм шир., с небольшим остроконечием, по спинке коричневые, по краю широкобелопленчатые; бахромки белые, немного короче ширины придатка. Цветки ярко-розовые, краевые цветки увеличенные. Семянки бурые, 4—5 мм дл., хохолок беловатый, простой. Цв. VII—VIII.

Тип: Восточный Кавказ. Левый борт ущелья р. Ассы, против с. Таргим, 1150 м над ур. м., на каменистых склонах, 2 VIII 1988, А. Галушко, А. Алиева (LE).

Родство. По форме листьев и облику близок к *P. andinus* Galushko et Alieva (sect. *Psephellus*), но отличается от него более мелкими шаровидными обертками, придатками листочков обертки и ветвистыми стеблями, значительно превышающими прикорневые листья.

Распространение. Восточный Кавказ. Ущелье р. Ассы (см. рисунок, *3*). Эндемик.

Местообитание. Аридные горные склоны южной экспозиции на высоте 1100—1200 м над ур. м., каменистые места у выхода морены.

Институт прикладной экологии
при Дагестанском
педагогическом университете
Махачкала

Получено 4 XI 1996

УДК 582.751.2 (479) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© М. С. Новоселова

ВИДЫ ПОДРОДА *ROBERTIUM* РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

M. S. NOVOSELOVA. THE SPECIES OF THE SUBGENUS *ROBERTIUM* (*GERANIUM, GERANIACEAE*) IN THE CAUCASIAN FLORA

Приведены ключ для определеиия и коиспект 7 видов гераией из подрода *Robertium* во флоре Кавказа. Сообщаются новые данные по их систематике, типификации и географическом распространеиии.

В связи с подготовкой коллективного труда «Конспект флоры Кавказа» нами проводится таксономическое исследование кавказских представителей сем. *Geraniaceae*. В частности, изучено 7 видов гераней подрода *Robertium*, уточнены данные об их систематике и географическом распространении. В работе использованы материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), а также литературные источники. Географическое распространение дано по основным ботанико-географическим районам Кавказа в соответствии с районированием, разработанным Ю. Л. Меницким (1991).

Gen. *Geranium* L.

1753, Sp. Pl. : 676; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 306.

Subgen. *Robertium* (Picard) Rouy

1897, in Rouy et Fouc. Fl. Fr. 4 : 94. — *Robertium* Picard, 1837, Mém. Soc. Agric. Boulogne-sur-Mer, 2, 1 : 134.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Многолетние растения с укороченными корневищами с веретеновидными корнями или с одним мощным вертикальным корнем. Лепестки в 1.5—2 раза длиннее чашелистиков, на верхушке выемчатые, с ноготком в несколько раз более коротким, чем отгиб . . . . 2.

\+ Однолетние растения с тонким корнем. Лепестки обычно равны чашелистикам или незначительно их превышают (если лепестки в 1.5—2 раза длиннее чашелистиков, то они на верхушке цельные, с ноготком, равным по длине отгибу) . . . . 3.

2. Растение с пучком веретеновидных корней. Носик плода тонкий, нитевидный ((0.25)0.3—0.5 мм шир. в основании), обычно несколько изогнутый; мерикарпии в верхней части с мощными поперечными гребнями, покрытыми длинными оттопыренными волосками . . . . 1. *G. albanum.*

\+ Растение с одним мощным вертикальным корнем. Носик плода более толстый (0.75—1(1.25) мм шир. в основании), прямой, торчащий; мерикарпии гладкие, покрытые короткими прижатыми волосками . . . . 3. *G. pyrenaicum* subsp. *depilatum.*

3. Лепестки с ноготком, равным по длине отгибу, на верхушке цельные . . . . . . 4.

\+ Лепестки с ноготком в несколько раз более коротким, чем отгиб, на верхушке выемчатые . . . . 5.

4. Листовая пластинка в очертании пятиугольная, до основания рассеченная на 3—5 глубоко перисто-надрезных долей. Чашелистики без поперечных морщинок. Растение рассеянно опушенное длинными белыми оттопыренными волосками . . . . 7. *G. robertianum.*

\+ Листовая пластинка в очертании округлая, разделенная до 1/2—2/3 на 5—7

неглубоко надрезанных долей. Чашелистики с поперечными морщинками. Растение слабо опушенное, часто почти голое . . . . 6. *G. lucidum.*

5. Листовая пластинка в очертании пятиугольная. Носик плода тонкий, нитевидный ((0.25)0.3—0.5 мм шир. в основании), обычно несколько изогнутый; мерикарпии в верхней части морщинистые, опушенные по морщинкам и килю короткими оттопыренными волосками . . . . 2. *G. divaricatum.*

+ Листовая пластинка в очертании округлая или округло-почковидная . . . . 6.

6. Мерикарпии голые, морщинистые. Лепестки длиннее чашелистиков. Прилистники широкояйцевидные или яйцевидно-ланцетные, буроватые . . . 4. *G. molle.*

+ Мерикарпии густо и коротко прижато-волосистые, гладкие. Лепестки обычно равны чашелистикам, иногда незначительно длиннее их. Прилистники узколанцетные, зеленовато-сероватые . . . . 5. *G. pusillum.*

Sect. 1. *Divaricata* Rouy, 1897, in Rouy et Fouc. Fl. Fr. 4. : 88.

1. *G. albanum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 137; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. **53** : 154; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 49, табл. 3, рис. 6; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. **6** : 12, табл. 1, рис. 3.

Описан из восточной Грузии; тип: «Ex Albania iberica, Wakiri, Steven» (LE!).

По опушкам, в кустарниках, у ручьев, в изгородях.

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т.

Указывается для ВК: В.-Сул. (Галушко, 1980); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (с. Пасанаури) (Гроссгейм, 1962); ВЗ: Иорск.-Шек. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962).

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

2. *G. divaricatum* Ehrh. 1792, Beitr. Naturk. 7 : 164; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 57; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 57, табл. 5, рис. 3; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. **6** : 21; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 460, fig. 14, 12; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2 : 197; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 382.

Описан из Европы (Венгрия); тип: GOET.

В лесах, кустарниках, по опушкам, каменистым склонам, вдоль дорог, по сорным местам.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг. (Артикский р-н: предгорья горы Арагац); ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан. (близ с. Ваграваp).

Указывается для ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Кум. (Гроссгейм, 1962; Галушко, 1980); ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб.; ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980); ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори (Гроссгейм, 1962); ВЗ: Иорск.-Шек.; Т. (Гроссгейм, 1962; Кадыров, 1955).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Сев. (юг Зап. Сибири), Юго-Зап. (Турция, Сирия, сев. Ирак, сев.-зап. и зап. Иран, Афганистан), Ср. и Центр. Азия.

Sect. 2. *Batrachioides* Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv.: 139.

3. G. pyrenaicum subsp. depilatum (Somm. et Levier) Novosselova comb. nov. — *G. pyrenaicum* var. *depilatum* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 102; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 154. — *G. depilatum* (Somm. et Levier) Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 5; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 52; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. 6 : 19; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 470, pro syn *G. pyrenaici.*

Описан из Центрального Кавказа («Rekom»); тип: FI или G.

В лесах, кустарниках, по опушкам, на лугах, по склонам, берегам ручьев, по сорным местам.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул.,

Ман.-Самур., Кубин. (Кусарский р-н: окр с. Лаза); СЗЗ: Анап.-Гел. (Краснодарский край: окр. с. Кабардинка); ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Закатальский заповедник; Нухинский р-н: ущ. Дашагил), Ширв. (Шемахинский р-н: окр. с. Алтыагач), Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указывается для ЗП: З. Ставр. (редко близ г. Ставрополя); ЦК: В. Кум. (Танфильев, Кононов, 1987).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. Кавказские растения *G. pyrenaicum* впервые выделены в ранге разновидности S. Sommier и E. Levier (1900) и позже переведены в ранг вида А. А. Гроссгеймом (1932) на основании их отличия от европейских и крымских по характеру опушения стеблей и черешков листьев (отсутствие длинных оттопыренных волосков). Этот признак, однако, не является абсолютно устоявшимся. Иногда на Кавказе встречаются экземпляры, в опушении которых в той или иной степени присутствуют более или менее длинные оттопыренные волоски. Отметим, что такие растения обычны в Аджарии и редки в остальных районах. Мы считаем более правильным рассматривать кавказские образцы *G. pyrenaicum* в ранге подвида, а не вида или разновидности. Как показало изучение немногочисленного материала по *G. pyrenaicum* из Юго-Западной Азии, subsp. *depilatum* произрастает и там наряду с нередко встречающимся типовым подвидом. В Европе растения без длинных оттопыренных волосков на стеблях и черешках листьев встречаются крайне редко.

4. *G. molle* L. 1753, Sp. Pl. : 682; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 57; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 55, табл. 5, рис. 5; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. 6 : 20; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 459, fig. 14, 3; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2 : 198; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 382.

Описан из Европы («Habitat in Europa ad plateas»); лектотип (Davis, 1967): «Vaillant, 1727, Bot. Paris. : 79, t. 15, f. 3».

На сухих каменистых склонах, в лесах, кустарниках, по сорным местам.

ЗП: Аз.-Куб. (Краснодарский край: Таманский п-ов, г. Темрюк); ЦК: В. Тер. (Осетия: с. Балта); ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел. (г. Геленджик); ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Нухинский р-н: горное пастбище Дашли-Бара), Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т.

Указывается для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (г. Тбилиси) (Гроссгейм, 1962); ВЗ: Иорск.-Шек. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962); ЮЗ: Нах. (редко) (Кадыров, 1955), Мегр.-Зан. (Аветисян, 1973).

Атл., Сев. (кроме Крайнего Севера), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран) и Южн. (Гималаи) Азия; Сев. Африка; Сев. Америка (заносное); Австралия (заносное).

5. *G. pusillum* L. V—VI 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2 : 1144; Burm. f. VIII 1759, Specim. Bot. Geran. : 27; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 48; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 52, табл. 5, рис. 4; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. 6 : 20; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 460, fig. 14, 2; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2 : 198; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 382.

Описан из Европы? («Habitat in Anglia et Gallia» — Burman l. c.); местонахождение типа неизвестно.

На сухих склонах, в кустарниках, по сорным местам.

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион. (г. Кутаиси), Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах. (Норашенский р-н: с. Ахупа), Занг., Мегр.-Зан. (Мегринский р-н: с. Личк), Ю. Караб.; Т.

Указывается для ВП: Тер.-Сул.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1980), Уруп.-Теб.

(Гроссгейм, 1962; Галушко, 1980; Воробьева, Кононов, 1991), В. Куб. (Галушко, 1980); ЗЗ: Туап.-Адл. (Гроссгейм, 1962); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1962; Аветисян, 1973); ВЗ: Иорск.-Шек., Караб. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962); ЮЗЗ: Араг. (Аветисян, 1973).

Атл., Сев. (кроме Крайнего Севера), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан) и Ср. Азия; Сев. Америка (заносное).

Sect. 3. *Lucida* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 44.

6. *G. lucidum* L. 1753, Sp. Pl. : 682; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 63; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 36, табл. 5, рис. 2; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. 6 : 22; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 456, fig. 14, 8; Колаковский, 1982, Фл. Абх. 2 : 225; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2 : 198; А. Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 185; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 383.

Описан из Европы («Habitat in Europae rupibus umbrosis»); лектотип (Davis, 1967): «Herb. Linn. N 858. 72» (LINN, photo — LE!).

В лесах, кустарниках, по влажным камням и скалам, у ручьев.

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб. (Галушко, 1980); ЗЗ: Абх. (ущ. Геги) (Колаковский, 1982); ЮЗ: Мегр.-Зан. (Аветисян, 1973).

Атл., Сев. (кроме восточных районов), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (кроме северных районов) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран) и Ср. Азия; Сев. Африка.

Sect. 4. *Ruberta* Dumort. 1827, Fl. Belg. : 112.

7. *G. robertianum* L. 1753, Sp. Pl. : 681; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 64; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14 : 35, табл. 5, рис. 6; Гроссг. 1962, Фл. Кавк. 6 : 22; P. H. Davis, 1967, Fl. Turkey, 2 : 458; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2 : 198; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 383. — *G. purpureum* auct. non Vill.: Гроссг. 1962, цит. соч. : 22; P. H. Davis, 1967, l. c. : 456; D. A. Webb a. Ferguson, 1968, l. c. : 198; Цвел. 1996, цит. соч. : 383. — *G. robertianum* L. var. *purpureum* (Vill.) DC. 1805, Fl. Fr. 4, 2 : 853; Knuth, 1912, l. c. : 66; Бобр. 1949, цит. соч. : 36.

Описан из Сев. Европы («Habitat in Europae borealis rupibus»); лектотип (Новоселова, h. l.): «Herb. Linn. N 858.71» (LINN, photo — LE!).

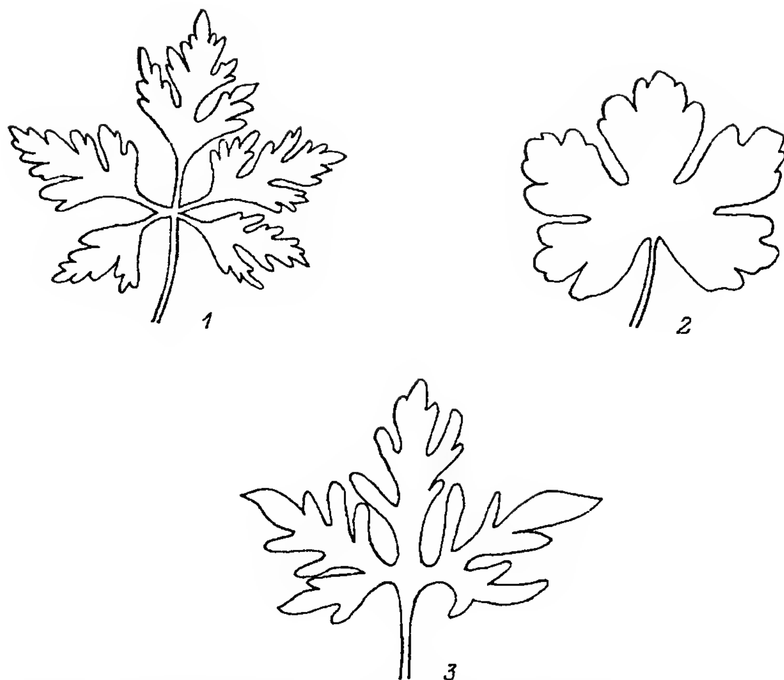
В лесах, кустарниках, по тенистым склонам и сорным местам.

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх. (Адигенский и Ахалцихский районы), Араг. (гора Арагац: ущ. р. Амберд); ЮЗ: Нах. (между г. Ордубадом и с. Нюснюс), Занг., Ю. Караб.; Т.

Указывается для СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1962); ВЗ: Иорск.-Шек. (Кадыров, 1955; Гроссгейм, 1962); ЮЗ: Севан. (Аветисян, 1973).

Атл., Сев. (кроме Крайнего Севера), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Сев. (юг Зап. Сибири: Алтай), Юго-Зап. (Турция, зап. Сирия, Ирак, Иран), Ср., Южн. (зап. Гималаи) и Вост. (Япония, заносное?) Азия; Сев. Африка; Сев. Америка (заносное); Австралия (Новая Зеландия, заносное).

Примечание. Вопрос о сущности *G. purpureum* Vill. требует некоторых пояснений. В литературе (Candolle, Lamarck, 1805; Koch, 1837; Бобров, 1949; Гроссгейм, 1962; Davis, 1967; Webb, Ferguson, 1968; Yeo, 1973; Цвелев, 1996, и др.) указывается, что эта герань очень сходна с *G. robertianum*, но имеет более мелкие размеры всех



Форма листовой пластинки *Geranium robertianum (1), G. lucidum (2)* и *G. purpureum (3).*

частей, менее рассеченные листья и более морщинистые плоды. Существуют также некоторые анатомические (механические элементы в проводящих пучках черешков листьев *G. purpureum* лигнифицированы сильнее, чем у *G. robertianum* (Yeo, 1973)) и кариологические (у *G. purpureum* число хромосом 2n = 32, а у *G. robertianum* 2n = 64 (Loon, 1984)) различия. Ряд авторов (Davis, 1967; Webb, Ferguson, 1968) отмечают, что *G. purpureum* не всегда можно с достаточной уверенностью отличить от *G. robertianum*, а другие (Candolle, Lamarck, 1805; Knuth, 1912; Бобров, 1949) рассматривают его в качестве разновидности последнего. При просмотре обширного гербарного материала по этим видам, собранного на Кавказе, мы не обнаружили четкой корреляции перечисленных морфологических признаков. Упомянутые анатомические различия не кажутся нам достаточно убедительными; число хромосом у *G. robertianum* варьирует от 2n = 32 (Соколовская, 1972) до 2n = 54, 56, 64 (Loon, 1984), а у *G. purpureum* наблюдалось 2n = 64 (Luque, Diaz Lifante, 1991).

В протологе *G. purpureum* (Villars, 1786) сказано, что вид отличается от *G. robertianum* менее рассеченными листьями и более мелкими цветками. В вышедшей двумя годами позже работе (Villars, 1788) имеются изображение этого растения и его описание. Помимо перечисленных отличий автор указывает, что у *G. purpureum* чашечка с поперечными морщинками («calicibus transversium rugosis»), листовые пластинки более толстые, их доли не имеют выраженных черешков, а в примечании высказывает мнение о том, что данное растение может быть гибридом («C'est peut-etre une espece hybride entre les deux»). Мы полагаем, что *G. purpureum* является гибридом *G. robertianum* и *G. lucidum*. В пользу этого предположения говорит то, что *G. lucidum* — единственный встречающийся в Европе вид герани, имеющий чашелистики с поперечными морщинками; оба предполагаемых родительских вида распространены на юге Франции, откуда описан *G. purpureum* («prope le Pont-de-Clais, au Buis», «a Grenoble»). На рисунке в работе D. Villars (1788) изображено растение, хорошо отличающееся от *G. robertianum* прежде всего по форме листовых пластинок, а также по характеру опушения.

Остановимся несколько подробнее на сравнении названных признаков у *G. robertianum*, *G. lucidum* и, основываясь на рисунке в работе Villars (1788), *G. purpureum*. У *G. robertianum* листья тонкие, нежные, в очертании пятиугольные, нередко яйцевидные (из-за вытянутой центральной доли), рассеченные до основания на 5 долей, сидящих (центральная — всегда, боковые — нередко) на заметных черешках; доли перисто-рассеченные на 1/2—3/4 (иногда почти до основания) (см. рисунок, *1*). У *G. lucidum* листья довольно плотные, в очертании округло-почковидные, рассеченные до1/2—2/3 на 5—7 широких долей, очень слабо надрезанных на 2—3(4) зубца (см. рисунок, *2*). У *G. purpureum* листья в очертании широкопятиугольные, рассеченные до 3/4—почти до основания на 5 долей, не имеющих черешков; доли неглубоко (до 1/2) перисто-надрезные (см. рисунок, *3*). *G. robertianum* имеет хорошо выраженное опушение из длинных оттопыренных белых волосков, особенно заметное на чашелистиках, цветоножках, черешках листьев и стеблях. *G. lucidum*, напротив, практически лишен опушения (очень короткие прижатые волоски имеются лишь на цветоножках и верхней поверхности листовых пластинок). У *G. purpureum* довольно длинные оттопыренные волоски изображены только на чашелистиках и цветоножках.

Сказанное выше позволяет нам с достаточной уверенностью считать *G. purpureum* гибридом *G. robertianum* и *G. lucidum*. Мы полагаем также, что A. de Candolle (Candolle, Lamarck, 1805), делая комбинацию *G. robertianum* var. *purpureum* (Vill.) DC., исключил тип базионима, имея в виду экологическую форму *G. robertianum*, приуроченную к более сухим и солнечным местообитаниям. В пользу этого предположения говорит то, что de Candolle (Candolle, Lamarck, 1805) не упомянул о столь существенном отличии, как морщинистая чашечка, но особо отметил условия произрастания разновидности, тогда как Villars (1786, 1788), наоборот, ничего не пишет об особенностях экологии нового вида. Последующие авторы в своей трактовке *G. purpureum* следовали de Candolle (Candolle, Lamarck, 1805).

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48933).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Сем. *Geraniaceae*, Гераниевые // Флора Армении. Ереван, 1973. Т. 6. С. 211—230.

Бобров Е. Г. Род Герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 2—62.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского заповедника. 1991. Вып. 13. С. 1—136.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 351 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1962. Т. 6. 424 с.

Кадыров Г. М. Сем. *Geraniaceae* — Гераниевые // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 27—55.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Тбилиси, 1982. Т. 2. 282 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Соколовская А. П. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области // Вестн. Ленинград. ун-та. Сер. биол. 1972. № 21. Вып. 4. С. 56—63.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. С. 1—114.

Цвелев Н. Н. Род Герань, Журавельник — *Geranium* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 370—383.

Candolle A. P., de, Lamarck J. B. A. Flore francaise ... 3 ed. Paris, 1805. T. 4. P. 2. P. 401—944.

Davis P. H. Geranium L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 451—474.

Koch W. D. J. Synopsis Florae Germanicae et Helveticae ... Francofurti a. M., 1837. P. 1—844.

Knuth R. Geraniaceae // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1912. H. 53. S. 1—640.

Loon J. C., van. Chromosome numbers in *Geranium* from Europe. 1. The perennial species. 2. The annual species // Proc. Kronikl. Nederl. Akad. Wetensch., Ser. C. 1984. T. 87. N 3. P. 263—275, 279—296.
Luque T., Diaz Lifante Z. Chromosome numbers of plants collected during Iter Mediterraneum I in the SE of Spain // Bocconea. 1991. N 1. P. 303—364.
Sommier S., Levier E. Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum (tab. I—XLIX) // Тр. Петербург. бот. сада. 1900. Т. 16. С. 1—586.
Villars D. Geranium purpureum // J. E. Gilibert. Systema plantarum Europae ... Coloniae-Allobrogum, 1785 [1786]. T. 1. P. 72—73.
Villars D. Histoire des plantes de Dauphine. Grenoble, 1789 [1788]. Vol. 3. P. 1—580.
Webb D. A., Ferguson I. K. Geranium L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 193—199.
Yeo P. F. The biology and systematic of *Geranium*, sections *Anemonifolia* Knuth and *Ruberta* Dum. // Bot. Journ. Linn. Soc. (London). 1973. Vol. 67. N 4. P. 285—346.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1997

УДК 582.715

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© **В. В. Бялт**

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *SEDUM URALENSE* (*CRASSULACEAE*)

V. V. BYALT. ON THE SYSTEMATIC POSITION OF *SEDUM URALENSE* (*CRASSULACEAE*)

Показано, что на Урале наряду с широко распространенными в европейской части России очитком пурпурным *Hylotelephium purpureum* и очитником степным *H. stepposum* произрастает еще один представитель этого рода, который был описан Ф. И. Рупрехтом как *Sedum uralense*. Предложена новая комбинация *Hylotelephium uralense*. Приведен ключ для определения уральских представителей этого рода и указано еще одно местонахождение *H. uralense* на Южном Урале.

Ф. И. Рупрехт по сборам экспедиции Русского географического общества (1847—1848 гг.) на Северный Урал описал новый вид из рода *Sedum* L. (*Crassulaceae* DC.) — *S. uralense* (Ruprecht, 1856). По мнению автора, этот таксон относится к sect. *Rhodiola* рода *Sedum* (или, в современном понимании, к роду *Rhodiola* L.), что совершенно определенно видно из описания. Мы считаем целесообразным процитировать его полностью: «95. *Sedum* (*Rhodiola*) uralense. V. Supra p. 11. (secunda species) [p. 11: «Die zweite Art, zwischen Tschowall und Quellen der Wischera den 18—23 ten gesammelt, ist bloss in einem aut Tab. III»] et icon. tab. III. planta magnit. naturali, adjecto flore sexies aucto. Rhizoma magnis *Rhodiolae*, quam *Telephii*, longum, crassum, sublignosum, extus epidermide nitido griseo vestitum, cicatricosum, fibris radicalibus paucis, sine vestigiis tuberum, ad collum ramosissimum, multicaule, caules ultrapedales, inanes, pallide, a basi usque ad medium cicatricibus foliorum delapsorum notati. Folia S. Fabariae, sed angustiora, cuneato-oblonga, obrusa margine serrato dentata, versus basin integerrima. Corymbi in apice caulis et axillis foliorum, juniores glauco-pruinosi. Flores pentameri, in sicco ex albo et viridi luteoli, vix ac ne vix in vivo purpurei, pedicellis paulo longiores. Petala 5 lanceolata, sepalis angusto lanceolatis acutissimis fere triplo longiora. Stam. 10, longitudine pataloum. Ovaria 5, stylis breviter incurvatis, stigmatibus punctiformibus. 1847. Jun. 18—23 unicum specimen.».

Позднее в ряде сводок по флоре Урала (Говорухин, 1937; Вакар, 1964) этот вид совсем не упоминается. Нет его и в некоторых более широких «Флорах», включающих Северный Урал (Перфильев, 1936; Мартыненко, 1976; Петровский, 1984; Малышев, Пешкова, 1994). Не приводит *Sedum uralense* (даже среди синонимов) и

монограф сем. *Crassulaceae* во «Флоре СССР» А. Г. Борисова (Борисова, 1939, 1970).

Первое после опубликования упоминание этого таксона мы находим у C. Müller (1858).

С. И. Коржинский (Korshinsky, 1898) одним из первых предположил, что *S. uralense* является гибридом между *S. rhodiola* DC. (= *Rhodiola rosea* L.) и *S. purpureum* (L.) Link (= *Hylotelephium purpureum* (L.) Holub). Позднее это мнение было поддержано П. В. Сюзевым (1912), П. Н. Крыловым (1931) и К. Н. Игошиной (1966). При этом все указанные авторы приводят очиток уральский только для классического местонахождения: северной части Пермской губернии, между истоками р. Вишеры и Чувальским камнем (г. Чувал).

По нашему мнению, гибридное происхождение данного таксона представляется достаточно маловероятным, если учесть биологию развития обоих родительских видов. Хорошо известно, что *Rhodiola rosea* L. является типичным двудомным растением с однополыми цветками (лишь как редкое исключение отдельные цветки в однополом соцветии могут оказаться обоеполыми) и цветет в конце мая—начале июня, тогда как *Hylotelephium purpureum* (L.) Holub имеет типичные для представителей семейства толстянковых обоеполые цветки и цветет не ранее конца июля (обычно в августе). Очевидно, что в естественных условиях (по крайней мере на Урале) имеются определенные биологические и экологические барьеры для образования подобных гибридов. Считаем необходимым заметить, что нам не удалось обнаружить литературные указания на существование гибридов между представителями рода *Rhodiola* и другими родами подсем. *Sedoideae* (в том числе и в культуре), хотя гибриды в сем. *Crassulaceae* достаточно широко распространены (Jacobsen, 1970).

Из описания следует, что важнейшим признаком, на основании которого Рупрехт относит свой вид к секции *Rhodiola* (рода *Rhodiola*), является мощное одревесневающее корневище без утолщенных боковых корней. Однако исследование типового образца *Sedum uralense* (LE, holo!) позволило нам выявить одно существенное отличие корневища данного растения от корневищ представителей рода *Rhodiola*: на верхушке оно не несет бурых чешуевидных листьев (наличие таких листьев является наиболее четким диагностическим признаком, по которому род *Rhodiola* отличается от большинства других близких родов (Ohba, 1978, 1980)). Кроме того, у *S. uralense* имеются типичные обоеполые цветки, которые хотя и встречаются у части видов рода *Rhodiola*, но не в типовой секции, к которой относятся такие двудомные виды с однополыми цветками, как *R. rosea* L. s. l. Следующее важное отличие цветков очитка уральского от цветков родиол заключается в строении гинецея. Гинецей *Sedum uralense* состоит из 5—6 свободных прямых и суженных при основании в ножку карпелей, тогда как у представителей рода *Rhodiola* он состоит из 4—5 сросшихся в основании или свободных, но тогда сидячих карпелей, обычно с горбиком на брюшной стороне. Очевидно, что по строению цветков и отсутствию чешуевидных листьев в верхней части корневищ *Sedum uralense* не может быть сближен с родом *Rhodiola*. В то же время такие признаки характерны для представителей рода *Hylotelephium* (*Sedum* L. s. l.). По нашему мнению, именно к этому роду следует относить данные растения. В пользу этого свидетельствует наличие некоторых других признаков, выявленных у *Sedum uralense*: прямые монокарпические цветоносные стебли, метелковидные соцветия, листья, напоминающие, по мнению Рупрехта, листья *S. fabaria* (*Hylotelephium argutum* (Haw.) Holub), но немного более узкие. При этом по более мощным корневищам без утолщенных боковых корней и по относительно узким сизым листьям этот таксон достаточно хорошо отличается от других представителей рода *Hylotelephium* на Урале: *H. purpureum* (почти весь Урал) и *H. stepposum* (Южный Урал).

Анализ гербарных образцов и наблюдения в природе позволяют сделать вывод о том, что данное растение встречается не только на Северном Урале. Растения, практически не отличающиеся от типового образца, собраны нами на скалах Ильменского хребта (в южной части Ильменского заповедника).

В заключение считаем необходимым предложить новую комбинацию и привести необходимую синонимику для этого вида.

Hylotelephium uralense (Rupr.) Byalt. comb. nov. — *Sedum uralense* Rupr. 1856, in Hoffm. Nordl. Ural (Fl. Bor.-Ural.), 2 : 34, 11, tab. 3. — *S. purpureum* auct., non (L.) Link p. p. — *S. telephium* auct. fl. Ural bor. — Очитник уральский.

Тип: Branth, s. n. (LE, holo!).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УРАЛЬСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HYLOTELEPHIUM* Н. ОНВА.

1. Цветки белые или зеленовато-белые, листья супротивные, удлиненно-округлые, сидячие, в основании почти стеблеобъемлющие, редко расположенные; боковые корни утолщенные, округлые . . . . *H. stepposum*

\+ Цветки розовые или пурпурные, если белые, то на верхушке розовые, листья очередные, густо расположенные 2

2. Растение не образует мощных удлиненных корневищ, боковые корни обычно многочисленные, скученные, утолщенные, веретеновидные . . . . *H. purpureum*

\+ Растение образует мощное удлиненное, одревесневающее корневище, без утолщенных боковых корней или с малочисленными боковыми корнями . . . . *H. uralense*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Галеева А. Х., Губанов И. А. и др. Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1989. Т. 2. 375 с.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 8—134.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР (добавления и изменения) // Нов. сист. высш. раст. 1969. (1970). Т. 6. С. 112—121.

Вакар Б. А. Определитель растений Урала. Изд. 2-е. Свердловск, 1964. 415 с.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937. 536 с.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.

Крылов П. Н. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Западной Сибири. Томск, 1931. Вып. 6. С. 1399—1413.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Флора Сибири. Новосибирск, 1994. 312 с.

Мартыненко В. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 3. С. 87—90.

Перфильев И. А. Флора Северного края. Архангельск, 1936. Ч. 2—3. 398 с.

Петровский В. В. Сем. *Crassulaceae* DC. // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Т. 9. Ч. 1. С. 9—18.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с.

Jacobsen H. Das Sukkulenten Lexicon. Jena, 1970. 589 S.

Korshinsky S. Tentamen Florae Rossiae orientalis id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk // Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St.-Pétersbourg, Ser. 8. 1898. T. 7. N 1. P. 1—566.

Müller C. Genus *Sedum* L. / Synopsis Plantam phanerogamicam novarum omnium // Walpers W. G. Annales Botanicae Systematicae. Lipsiae, 1858. T. 5. P. 13—14.

Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci., Univ. Tokyo. Sect. 3. 1978. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*). Part 1. *Rosularia* and *Rhodiola* (subgen. *Primuloides* and *Crassipedes*) // J. Fac. Sci., Univ. Tokyo. Sect. 3. 1980. Vol. 12. P. 337—405.

Ruprecht F. J. Flora Boreali-Uralensis // Hoffmann Der Nördliche Ural und das Küstengebirge Pae-Choi. St.-Petetsburg, 1856. Bd 2. S. 1—50.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IX 1996

SUMMARY

It is shown that *Sedum uralense* Rupr. belongs to the genus *Hylotelephium* H. Ohba. A new combination *H. uralense* (Rupr.) V. Byalt is proposed. A key for the identification of Ural representatives of the genus *Hylotelephium* is given. An additional location of *H. uralense* in the Southerh Ural is recorded.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.53) : 582.29

© И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс

MELANELIA ALBERTANA (*LICHENES*) — НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ВИД ИЗ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

I. N. URBANAVICHENE, G. P. URBANAVICHUS. *MELANELIA ALBERTANA* (*LICHENES*) — A NEW FOR RUSSIA SPECIES FROM THE SOUTHERN BAIKAL REGION

Приведены данные о новом для России виде лишайника из Южного Прибайкалья.

Во время лихенологических исследований в Байкальском заповеднике (Республика Бурятия, Кабанский р-н, 51°33′ с. ш., 105°13′ в. д., северный макросклон хребта Хамар-Дабан), в нижнем течении р. Переемная в октябре 1996 г. Г. П. Урбанавичюсом был собран лишайник, определенный впоследствии И. Н. Урбанавичене как *Melanelia albertana* (Ahti) Essl. Этот вид произрастал на стволе *Populus suaveolens* Fisch. в долинном тополевом высокотравном лесу, в 4 км от берега оз. Байкал (460 м над ур. м.). Гербарный образец проверен T. Ahti, который впервые описал этот вид (как *Parmelia albertana*) в 1969 г. из штата Альберта (Канада) (Ahti, 1969).

Исследованный образец в основном соответствует описанию вида, приведенному Ahti (1969) в «Notes on Brawn Species of *Parmelia* in North America». В русской лихенологической литературе описание отсутствует. Ниже приводим описание вида по T. Ahti (1969) и T. L. Esslinger (1977).

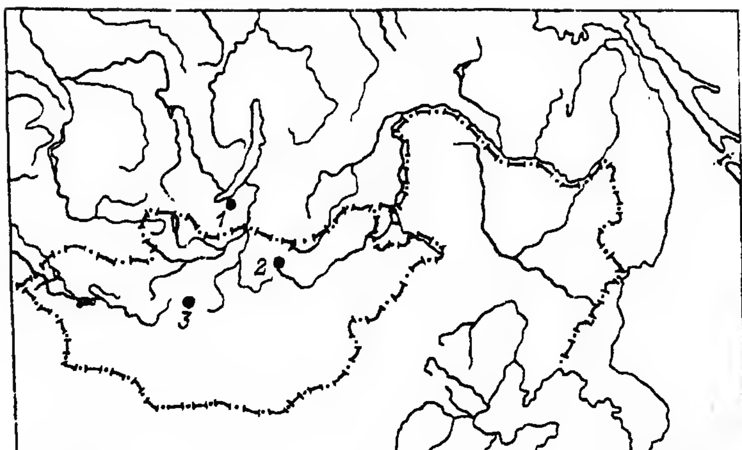
Melanelia albertana (Ahti) Essl. 1978, Mycotaxon, 7, 1 : 47. — *Parmelia albertana* Ahti, 1969, Bryologist, 72 : 236.

Тип: «Canada. Alberta: near SW tip of Big Lake, ca. 10 mi. NW of Edmonton City, on *Populus balsamifera*, Ahti 23128» (H. — holotypus; DUKE, CAN, UAC — isotypis).

Слоевище листоватое, в виде неправильных розеток 4—9(10) см в диам., более или менее прижатое к субстрату, со слегка приподнимающимися краями. Лопасти 3—4 мм шир., (100)180—220(240) мкм толщ., слегка распростертые, по краям округло-волнистые с округлыми пазухами, короткие до слегка вытянутых, раздельные до немного налегающих друг на друга. Верхняя поверхность оливково-коричневая до темно-зеленовато-коричневой, более или менее ровная до слабовогнутой на периферии, матовая, в некоторых случаях, ближе к концам лопастей, слегка блестящая; внутренняя часть лопастей часто становится мелкоскладчатой, без изидий и псевдоцифелл. Сорали довольно многочисленные, краевые и отчетливо губовидные; соредии зернистые, беловатые и темнеющие до коричневых, иногда становятся изидиевидными. Нижняя поверхность черная, ближе к краям коричневатая, более или менее ровная до слегка мелкоскладчатой, матовая, с простыми бесцветными ризинами до 1.0—1.2 мм дл., немного не доходящими до края. Сердцевина 120—150 мкм, белая. Верхний коровый слой 5—15 мкм толщ., водорослевый слой 45—60 мкм толщ., нижний коровый слой 10—15 мкм толщ. Апотеции и пикнидии неизвестны.

Реакции: коровый слой — K^-, HNO_3^-; сердцевина — C^+ краснеет, KC^+ оранжевеет (оранжево краснеет), PD^-.

Как в нашем случае, так и по личным сообщениям T. Ahti и Л. Г. Бязрова,



Распространение *Melanelia albertana* в Азии.
1 — Байкальский заповедник, хребет Хамар-Дабан; *2* — хребет Хэнтэй; *3* — хребет Хангай.

Melanelia albertana обнаружен на стволах деревьев видов *Populus* и *Salix*. В Северной Америке в большинстве случаев лишайник произрастает на стволах деревьев, преимущественно видов *Populus* и *Salix*, только в штате Колорадо (США) этот вид отмечен на обнаженных и поросших мхами скалах.

Распространение. **Азия** (см. рисунок): Россия — Республика Бурятия, Кабанский р-н (51°33′ с. ш., 105°13′ в. д.), северный макросклон хребта Хамар-Дабан, нижнее течение р. Переемная. Монголия — хребет Хэнтэй (T. Ahti, личное сообщение, по сборам 1970 г., в долине р. Тэрэлж, на стволе ивы, 26594(H)); хребет Хангай (Л. Г. Бязров, личное сообщение, определен из коллекции лишайников с Северо-Восточного Хангая, на стволах ив). **Северная Америка:** Канада — Alberta, Manitoba, Ontario, Saskatchewan; США — Colorado, Minnesota.

Нахождение *Melanelia albertana* в Южном Прибайкалье представляется достаточно закономерным в связи с прежними находками ее в Северной Монголии и является еще одним свидетельством былых тесных биогеографических связей Азии с Северной Америкой.

Образец хранится в Гербарии Отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ahti T. Notes on brown species of *Parmelia* in North America // Bryologist. 1969. Vol. 72. N 2. P. 233—239.

Esslinger T. L. A chemosystematic review of the brown *Parmelia* // J. Hattori Bot. Lab. 1977. Vol. 42. P. 1—211.

Esslinger T. L. A new status for the brown *Parmeliae* // Mycotaxon. 1978. Vol. 7. N 1. P. 45—54.

Байкальский заповедник
пос. Танхой

Получено 19 VI 1997

УДК 582.29 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Т. Н. Отнюкова

НАХОДКА *RAMALINA SINENSIS* (*RAMALINACEAE, LICHENES*) В ЗЕЛЕНОЙ ЗОНЕ Г. КРАСНОЯРСКА

T. N. OTNYUKOVA. A NEW RECORD OF *RAMALINA SINENSIS* (*RAMALINACEAE, LICHENES*) IN THE GREEN ZONE OF KRASNOYARSK

Редкий для Сибири лишайник *Ramalina sinensis* обнаружен в зеленой зоне г. Красноярска и на территории госзаповедника «Столбы». Данный вид часто встречается на стволах деревьев в старой березовой роще дачного городского микрорайона «Академгородок», реже — в пригородной и заповедной зонах.

Ramalina sinensis Jatta[1] (= *R. asahinana* Zahlbr.) является редким видом для лихенофлоры Сибири. Единичные находки приводятся для Западной Сибири (Томин, 1937; sub. *R. asahinana*), Западного Саяна (Кравчук, 1986), Алтая (Седельникова, 1990; sub. *R. asahinana*), Салаирского кряжа (Седельникова, 1993), Прибайкалья (Урбанавичене, 1995; sub. *R. asahinana*).

Указание С. В. Кравчук (1986) *R. sinensis* для Западного Саяна и других районов Красноярского края не вызывает сомнений, так как в этой работе приводится описание вида. К сожалению, более подробные сведения о местах сборов *R. sinensis* в цитируемой работе отсутствуют. Отмечается только, что вид встречается на коре деревьев, редко на скалах.

Автором в течение 1995 г. в зеленой зоне г. Красноярска и прилегающей к городу территории госзаповедника «Столбы» собраны разновозрастные слоевища *R. sinensis*.

Первые сборы *R. sinensis* в зеленой зоне г. Красноярска проведены М. И. Бегляновой и С. В. Кравчук (1982—1983) и Н. П. Кутафьевой (1993—1994).

Зеленая зона г. Красноярска в виде кольца радиусом 50—60 км окружает город и расположена на правом и левом берегах р. Енисей, территория госзаповедника «Столбы» полностью находится в этой зоне. Центральная и северная части занимают равнинные пространства Красноярской лесостепи; южная, юго-восточная и госзаповедник «Столбы»[2] — холмистые, полого-увалистые и гористые местности отрогов Восточного Саяна.

Климат отрогов Восточного Саяна является более мягким по сравнению с резко континентальным климатом Красноярской лесостепи. Здесь выпадает большее количество осадков — 530 мм в год; зима (с октября по март) теплее, а лето прохладнее; среднегодовая температура — 1.2°, на 2.1° ниже, чем на территории степных участков в районе г. Красноярска.

В предгорьях Восточного Саяна одна группа находок связана с нижним поясом сосново-лиственничных разнотравных лесов (200—500 м над ур. м.), другая — со средним поясом горной темнохвойной тайги (500—700 м над ур. м.), с массивами интразональной растительности: сосновыми борами на бедных маломощных почвах в районе сиенитовой интрузии. В Красноярской лесостепи, зональным типом растительности которой являются сосняки, эти находки связаны с производными осинниками и березняками.

Во всех типах растительности *R. sinensis* произрастает на березе *Betula pendula* Roth.,[3] осине *Populus tremula* L., черемухе *Padus avium* Mill., яблоне *Malus baccata* (L.) Borkh., иве *Salix viminalis* L., редко на сосне *Pinus sylvestris* L. и сиенитовых скалах.

---

[1] Название вида приводится по работе Ш. О. Бархалова (1969).

[2] Природные характеристики приведены по литературным источникам: для госзаповедника «Столбы» — Козлов, 1958; Буторина, 1961; Коляго, 1961; для окр. г. Красноярска — Лиханов, Хаустова, 1961; Щербачев, 1961; Кузьмина, 1982.

[3] Латинские названия приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981).

Слоевище *R. sinensis* сверху светло-серовато-зеленоватое, складчато-ячеистое; снизу белое, иногда едва заметно розовое, с выдающимися радиальными ребрами и псевдоцифеллами. Апотеции многочисленные, 0.2—5.0 мм в диам., расположены по краям неглубоко надрезанных лопастей, а часто и по всей поверхности слоевища с внешней и внутренней стороны (рис. 1).

Очень интересными являются находки *R. sinensis* в Академгородке (жилой микрорайон г. Красноярска). Здесь на коренном берегу р. Енисей сохранилась старая березовая роща, появившаяся на месте вырубленных в конце XIX—начале XX в. сосновых боров. *R. sinensis* очень часто встречается на березе (редко на иве, яблоне и сосне), в нижней части стволов (от основания до 2—3 м выс.) можно обнаружить от 1 до 10, а в верхней — 50—100 слоевищ.

Многочисленные сборы *R. sinensis* в Академгородке представлены разновозрастными слоевищами (рис. 2): от очень маленьких стерильных слоевищ в виде широких пленчатых лопастинок (0.5—1.0 см в диам.) (рис. 2, *А*) до больших (максимальная длина лопасти — 3.0 см) (с апотециями (рис. 2, *Б—Г*)). Причем на яблоне и сосне найдены только молодые слоевища, на иве — слоевиша среднего размера со многими крупными апотециями.

Обнаружены следующие морфологические формы лопастей у *R. sinensis* (рис. 2).

1. Веерообразная типовая — слоевище в виде широкой однолопастной веерообразной (1/3—1/2 раскрытого веера) пластинки, по краю неглубоко или глубоко надрезанной (рис. 2, *Б*).

2. Лентовидная и кустисто-лентовидная — слоевище однолопастное, глубоко рассеченное на узкие доли, или состоящее из многочисленных узких лопастей, выходящих из одного основания.

3. Веерообразная и кустисто-веерообразная — слоевище очень широкое (в расправленном виде принимает форму полностью раскрытого веера), глубоко рассеченное на несколько крупных веерообразных долей, или представлено многочисленными широкими веерообразными лопастями, выходящими из одного основания (рис. 2, *В*, *Г*).

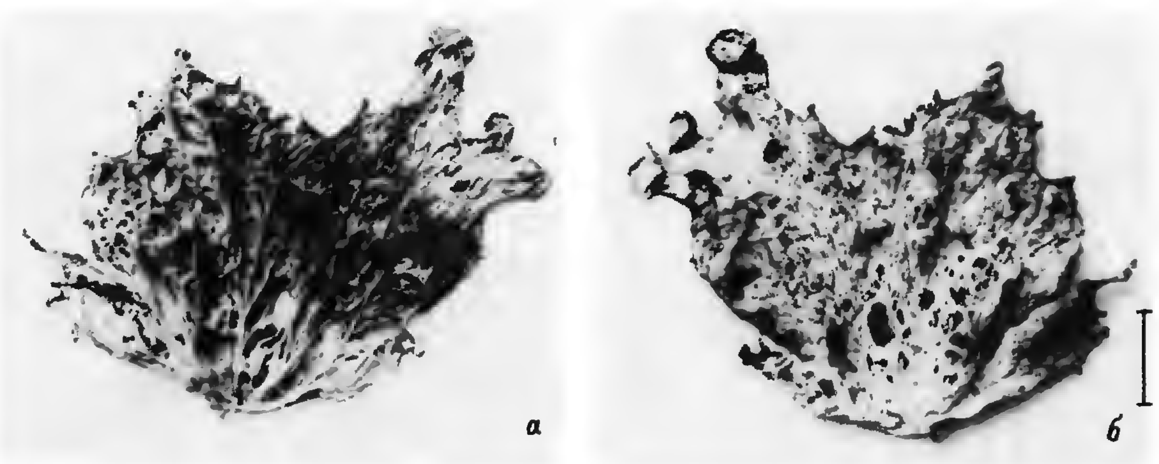
4. Метловидная — слоевище с многочисленными мелкими лопастями и кустиками по всей поверхности и по краям более крупного слоевища кустистой формы.

У крупных кустистых слоевищ наблюдаются отдельные лопасти с направленными в разные стороны частями. Части, ориентированные к свету, имеют признаки верхней поверхности, а части той же лопасти, находящиеся в тени, — черты нижней. В расправленном виде лопасть такого слоевища обычно состоит из чередующихся сегментов с признаками верхней и нижней сторон (рис. 2, *В*, *а*, *б*).

Следует отметить, что образцы *R. sinensis*, собранные на березе (Академгородок), несколько отличаются от образцов, собранных на осине (госзаповедник «Столбы») (рис. 3). На осине преобладают слоевища правильной веерообразной формы. Радиальные ребра образуют отчетливую сеть. Складчато-ячеистая поверхность хорошо развита с верхней стороны (рис. 1, *а*; 3, *А*, *а*), а с нижней стороны почти не выражена (рис. 1, *б*) или встречается в виде отдельных фрагментов на периферии слоевища (рис. 3, *А*, *б*). У слоевищ, произрастающих на березе, радиальные ребра и складчато-ячеистая сеть отчетливо заметны как на нижней, так и на верхней поверхности (рис. 2; 3, *Б*, *а*), но особенно хорошо складчато-ячеистая сеть развита с нижней стороны и имеет вид ячеек или даже сот с остро выступающими ребрами (рис. 3, *Б*, *б*).

Интересно, что в пределах среднегорного пояса в зональном типе растительности — пихтовой тайге — и в производных от нее на нарушенных участках лиственных лесов этот лишайник не был найден ни на пихте *Abies sibirica* Ledeb., ни на осине или березе. В работах по исследованию травяной серии темнохвойной (пихтовой) тайги предгорий и долинных интразональных ельников лесостепи (Беглянова и др., 1984а, б) в списках эпифитных лишайников, произрастающих на ели *Picea obovata* Ledeb. и других породах, *R. sinensis* также не приводится.

R. sinensis (= *R. asahinana*) широко распространен на Дальнем Востоке и в



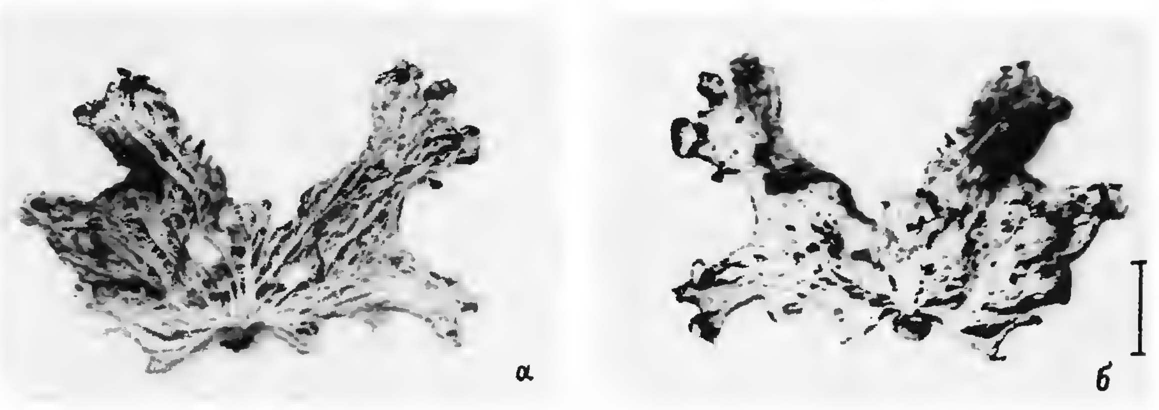


Рис. 1. Внешний вид *Ramalina sinensis* (отроги Восточного Саяна, госзаповедник «Столбы», на осине).

а — верхняя поверхность; *б* — нижняя поверхность. Масштабная линейка — 1 см.

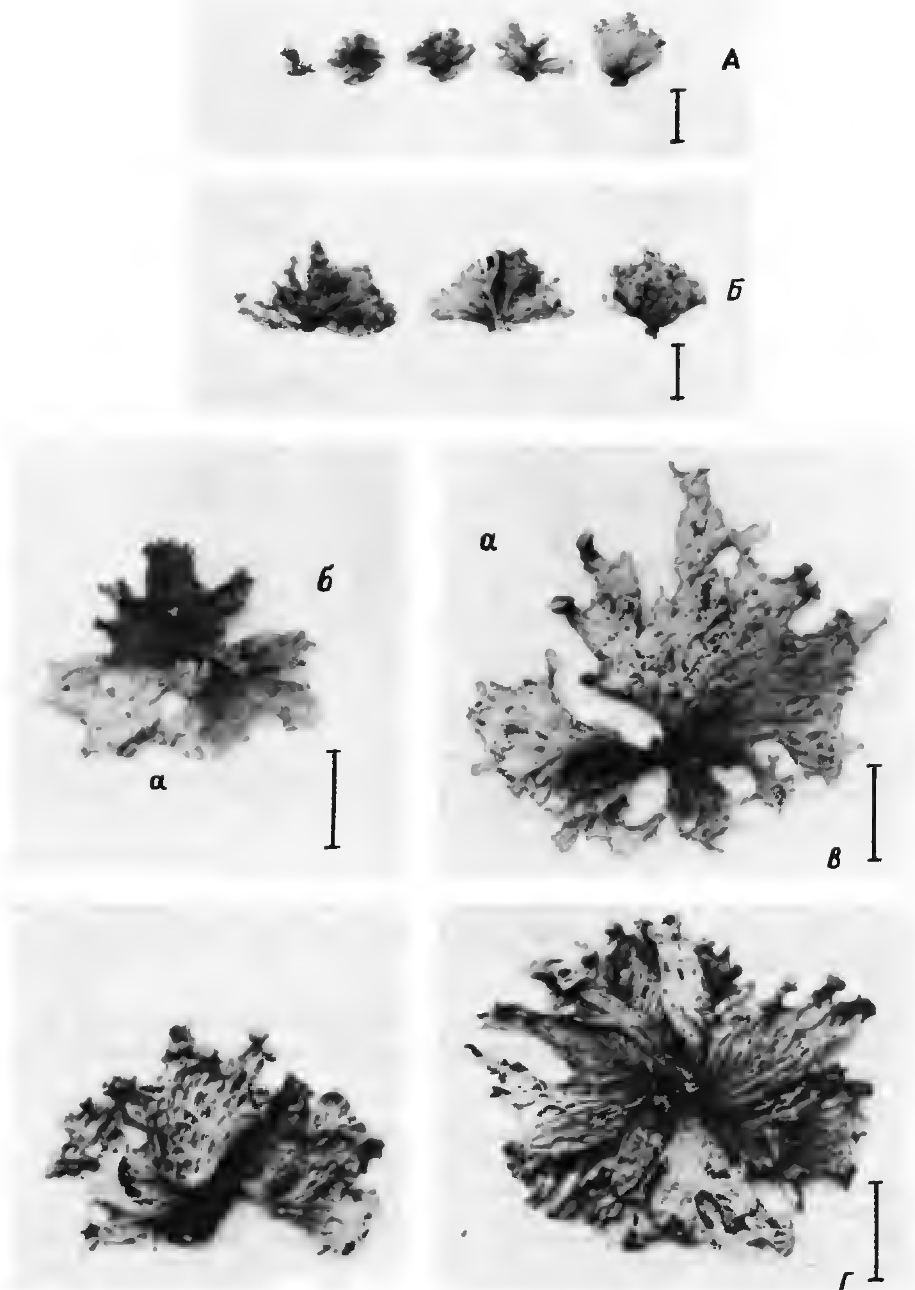


Рис. 2. Формы лопастей *Ramalina sinensis* (Красноярская лесостепь, Академгородок, на березе).

А — молодые слоевища (однолопастные и кустистые); *Б* — однолопастная веерообразная форма (1/3—1/2 раскрытого веера); *В* — многолопастная веерообразная форма (полностью раскрытый веер) (*а* — часть лопасти с чертами нижней поверхности, *б* — основная часть лопасти с чертами верхней поверхности); *Г* — кустисто-веерообразная форма (полностью раскрытый веер); фертильные слоевища. Масштабная линейка — 1 см.

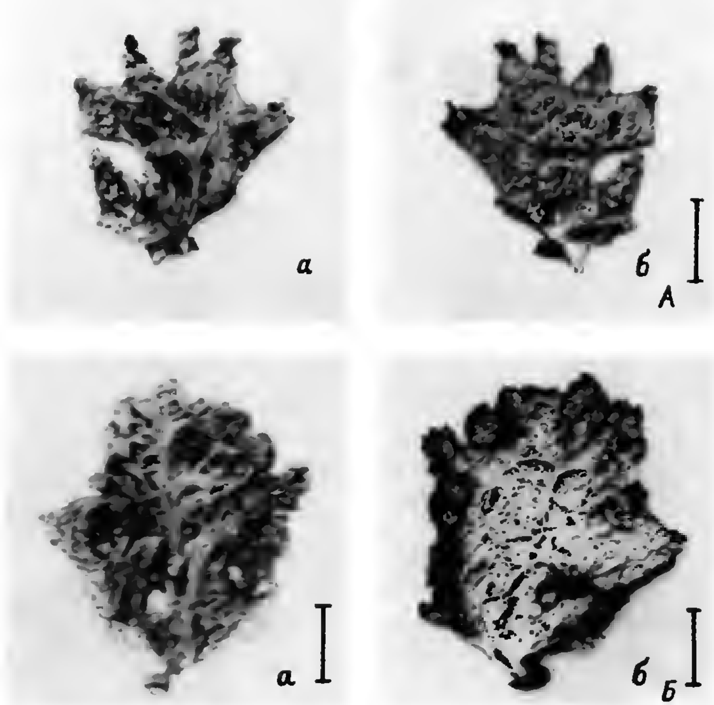


Рис. 3. *Ramalina sinensis* внешний вид слоевища.

А — осина, госзаповедник «Столбы», отроги Восточного Саяна (*а* — верхняя поверхность, *б* — нижняя поверхность со слабо выраженной складчато-ячеистой структурой); *Б* — береза, Академгородок, Красноярская лесостепь (*а* — верхняя поверхность, *б* — нижняя поверхность с отчетливо выраженной складчато-ячеистой структурой). Масштабная линейка — 1 см.

Приморье (Томин, 1937; Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973; Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1987; Микулин, 1989; Чабаненко, 1990), где также произрастает на лиственных и светлохвойных породах.

Выражаю признательность Н. С. Голубковой за идентификацию вида, М. И. Бегляновой и И. Ф. Скириной за предоставленные материалы, необходимые для написания данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бархалов Ш. О. Листоватые и кустистые лишайники Азербайджана. Баку, 1969. 270 с.

Беглянова М. И., Кашина Л. И., Васильев А. Н., Кравчук С. В., Некрасова В. Д. Эколого-географический анализ пихтача осочкового верховья реки Кача // Эколого-биологические и геоботанические исследования дикорастущей и культурной флоры Красноярского края. Красноярск, 1984а. С. 32—55.

Беглянова М. И., Кашина Л. И., Васильев А. Н., Кравчук С. В. Эколого-географический анализ флоры ельника с *Mitella nuda* L. северных предгорий Восточного Саяна // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1984б. С. 37—52.

Буторина Т. Н. К характеристике лесорастительных условий государственного заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1961. Вып. 3. С. 249—282.

Гурулева Н. И., Княжева Л. А. Лишайники заповедника «Кедровая Падь» // Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток, 1972. Т. 8. С. 168—171.

Княжева Л. А. Лишайники юга Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1973. Вып. 20. С. 34—45.

Козлов В. В. Государственный заповедник «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1958. Вып. 2. С. 5—32.

Коляго С. А. Почвы Красноярского государственного заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1961. Вып. 3. С. 199—247.

Кравчук С. В. Кустистые напочвенные и наскальные лишайники южной части Красноярского края (в помощь полевой практике по ботанике, часть IV) // Эколого-географические исследования флоры Красноярского края, ее охрана и перспектива интродукции. Красноярск, 1986. С. 83—95.

Кузьмина Г. П. Влияние рекреации на сосновые леса зеленой зоны г. Красноярска. Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1982. 167 с.

Лиханов Б. Н., Хаустова М. М. Физико-географические различия Красноярского края // Природные условия Красноярского края. М., 1961. С. 24—52.

Микулин А. Г. Лишайники // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника. Владивосток, 1989. С. 49—65.

Седельникова Н. С. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 173 с.

Седельникова Н. С. Лишайники // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993. С. 33—78.

Скирина И. Ф. Лишайники западных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1987. 24 с.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1985. 41 с.

Томин М. П. Определитель кустистых лишайников СССР. Минск, 1937. 311 с.

Щербачев В. Д. Лесные ресурсы Красноярского края // Природные условия Красноярского края. М., 1961. С. 188—230.

Урбанавичене И. Н. Редкие и охраняемые виды лишайников Байкальского заповедника // Биоразнообразие и редкие растения Средней Сибири. Тез. докл. межрегион. конф., посвященной 70-летию образования госзаповедника «Столбы». Красноярск, 1995. С. 125—126.

Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника. Владивосток, 1990. С. 167—191.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 29 II 1996

УДК 582.893 (560)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© **M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, D. Gökmen**

TWO NEW SPECIES AND THE FLORISTIC NOVELTIES IN THE *UMBELLIFERAE* OF AEGEAN AND MEDITERRANEAN TURKEY

М. Г. ПИМЕНОВ, Е. В. КЛЮЙКОВ, Д. ГЕКМЕН. ДВА НОВЫХ ВИДА И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НОВИНКИ *UMBELLIFERAE* ЭГЕЙСКОЙ И СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ТУРЦИИ

During the field investigations in Adana, Içel, Muğla, Izmir, Manisa, and Bursa the distribution of 26 species of Turkish *Umbelliferae* has been elucidated. Two new species, *Oenanthe cyclocarpa* and *Bunium pinnatifolium*, were described, the former being found in *Liquidambar* forest in Muğla vilayet; in the same place a novelty for Turkish flora, *Hydrocotyle vulgaris*, has been registered. New gatherings allowed to add the descriptions of *Ferula drudeana*, and *Crenosciadium siifolium*; for the last species a taxonomic position within *Apioideae* has been revised.

Altghough the *Umbelliferae* of Turkey have been studied rather carefully for a long time (a critical summary see: Hedge et al., 1972), the taxonomic and, especially, floristic novelties are possible until now due to the richness of the family, represented in the country by more than 400 species. Previously we (Pimenov et al., 1995) published some

more precise definitions to the *Umbelliferae* distribution in NE Anatolia, being in line with similar post-Davis publications of Turkish and foreign botanists (some of them are in «Literature cited»).

In 1996 we again had an opportunity to visit some regions of Turkey — this time of Mediterranean and Aegean parts of the country, to collect local *Umbelliferae* under the project of multidisciplinary investigation of Asian species of the family. Some additional species were collected during pre- and post-Symposium excursions of 1995 IV Plant Life of SW Asia Symposium in Izmir.

Our collection localities were:

Manisa: B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 600—1300 m; 24 V 1995.

Bornova: B1 Izmir, Bornova, hills near Ege Üniversilesi campus; 38°27′ N, 27°15′ E; alt. 50—100 m; 22 V 1995.

Kemal-Paşa: B1 Izmir, near Kemal-Paşa, Nif Dağ, northern slope; 38°25′ N, 27°26′ E; alt. 300—1200 m; 28 V 1995, 14 VIII 1996.

Ephesus: C1 Izmir, between Ephesus and Mariamane (the Virgin Mary's house); 37°55′ N, 27°20′ E; alt. 300—650 m; 27 V 1995, 15 VIII 1996.

Dilek peninsula: C1 Izmir, near Kuşadasi, national park of Dilek Peninsula, Samsundağ; 37°40′ N, 27°13′ E; alt. 0—250 m; 25 V 1995.

Pamuçak: C1 Izmir, near Selçuk, Pamuçak, sea shore; 37°57′ N, 27°15′ E; 15 VIII 1996.

Karataş: C5 Adana, Mediterranean coast, Ceyhan delta, Karataş; 36°34′ N, 35°24′ E; sea litoral, cliffs, alt. 0—70 m; 17 VIII 1996.

Çamliyaýla: C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyaýla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600—2000 m; 18 VIII 1996.

Arslanköy: C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1800—2400 m; 20 VIII 1996.

Çamlidere: C5 Içel, Toros Dağlari, foodhills, near Çamlidere; 36°50′ N, 34°32′ E; alt. 400 m; 22 VIII 1996.

Köyçeğiz: C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore; 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996.

Sandras Dağ: C2 Muğla: Sandras Dağ, above village of Ağla, 37°02′ N, 28°47′ E; alt. 400—1900 m; 24 VIII 1996.

Uludağ: A2 Bursa, Mt Uludağ (Olympus Bythini); 40°06′ N, 29°08′ E; alt. 1600—2300 m; 28 VIII 1996.

In total 73 species from 44 genera of the *Umbelliferae* have been collected.

Among our gatherings there are some floristic novelties (new records for Turkey, or for the grid squares, adopted in P. Davis' «Flora», or for Turkish vilayets), as well as two new species.

Below we arrange the new findings in order of genera, adopted in «Flora of Turkey and the East Aegean Islands» (Hedge et al., 1972).

1. *Hydrocotyle vulgaris* L.

Turkey C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore, *Liquidambar* forest E of Köyçeğiz; 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996; N T96-275 (MW, LE, EGE).

This is a new species for Turkish flora. Previously, the only species of the genus, an alien *H. ramiflora* Maxim. has been reported for the country flora; it is distributed only in extremely NE part of the Black sea shore, being a species of East-Asian origin, naturalized in adjacent Georgia and in NE Anatolia after tea culture. In Georgia *H. ramiflora* is far more abundant than in Turkey, what can be explained by older tea cultivation.

H. vulgaris in SW Asia and the adjacent parts of extra-Asian Mediterranean has rather scattered distribution. It is known in Georgia (Colchis) and Azerbaijan (Lenkoran) (Тамамшян, 1967; Rechinger, 1987), in Israel (Post, 1932; Zohary, 1972), and in Creta (Greuter, 1974; Turland et al., 1993).

In Turkey it has been found in very specific ecological conditions, being in strong contrast with arrounding xerophytic vegetation. *H. vulgaris* grows in *Liquidambar orientalis* forest under moist conditions of periodically inundate flow banks near the shore of Köyçeğiz lake. The *Liquidambar* forests are regarded as relict vegetation type of Eastern Mediterranean (Hoey, Parks, 1991; Akman et al., 1993); the locality of *Hydrocotyle vulgaris* in this forest is also relict.

2. *Eryngium hedgeanum* Kit Tan et Yildiz.

C5 Içel, Toros Dağlari, foodhills, near Çamlidere; 36°50′ N, 34°32′ E; alt. 400 m; 22 VIII 1996; N T96-245 (MW, LE).

E. hedgeanum is a recently described species (Yildiz, Kit Tan, 1988), absent in basic «Flora of Turkey». Our collection seems to be the second for the species, considerably enlarging its area. The type locality of *E. hedgeanum* is situated in B6 Maraş (Göksun, west slope of Berit Dağ). The authors, describing the species known from a solitary collection, noted for its isolated position among Turkish Eryngiums, and that «efforts will certainly be made in the near future to re-collect it». The species was found, however, far from type locality, in different floristic region, at Mediterranean coast of Turkey, approximately in 240 km to the southwest of the place of the first gathering. Having originally dissected leaves with auriculate petioles and narrow inflorescence, spicate below and umbellate above, *E. hedgeanum* could be regarded as a potential ornamental plant for rock gardens.

3. *Physocaulis nodosus* (L.) W. D. J. Koch (*Myrrhoides nodosa* (L.) Cannon).

C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyaýla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600 m; 18 VIII 1996; N T96-71 (MW).

This widely distributed Mediterranean (s. l.) species was previously shown for various regions of Pontic, Aegean and Mediterranean Turkey (Hedge, Lamond, 1972), in particular for C5 square (Adana), and C6 (Hatay), appearing to be new for Içel.

4. *Chaerophyllum temulum* L.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-146 (MW, LE).

C. temulum has a rather large distribution in Europe, NW Africa, the Caucasus and Transcaucasia. Surprisingly is was shown (Hedge, Lamond, 1972; Altan, 1987; Kilinç, Özen, 1993) only for a few number of localities in Turkey — in its Pontic, Central and Eastern parts. Later J. Donner (1990) added C6 (probably Hatay) to the species area in Turkey. Our locality in Içel is new for this vilayet and C5 square, and seems to be the second record for all Mediterranean Turkey as a whole. In this place *C. temulum* seems to be a weed plant growing on destroyed moist land under trees near the stream, what is its usual status in Europe and at Caucasus. New records in various parts of Turkey show the enlargment of the species area.

5. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (incl. *A. nemorosa* (Bieb.) Spreng.).

B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 1100 m; 24 V 1995; N T95-54 (MW).

The species was characterized in «Flora of Turkey» (Hedge, Lamond, 1972) as widespread in all parts of Turkey with B1 Balikesir (Kaz Dağ) and C1 Izmir (Samsun Dağ) being the nearest indicated localities. It appeared to be a novelty for Manisa, a vilayet probably erroneously missed.

6. *Bunium microcarpum* (Boiss.) Freyn.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-100 (MW).

B. microcarpum subsp. *microcarpum* was shown for Adana and Niğde (B5 and C5), the other two subspecies, distributed in Turkey, — for N and NE Anatolia (Hedge, Lamond, 1972; Huber-Morath, 1977; Eyce, Ocakverdi, 1987). The species has never been indicated for Içel, althought it is, in our observations, not rare on southern slope of Toros Dağlari.

7. Bunium pinnatifolium Kljuykov sp. nov.

Plantae fusco-virides, totae glabrae. Radix tuberiformis, globosus, superficialis, 1.5—2.5 cm in diam. Caules solidi, erecti, ultra 70 cm alt., basi ad 2.5 mm in diam., teretes, in parte media paniculatim multiramosi; umbellis terminalibus nullis. Folia radicalia longipetiolata, laminis triangulatis, 7—13 cm lg., 5—10 cm lt., bipinnatisectis, segmentis basalibus primariis brevipetiolulatis, lobis terminalibus 1—2 cm lg., ovatis vel

lanceolato-ovatis, profunde lobatis, caulina vaginis linearibus, laminis triangulatis ad 2 cm lg. et 1.2 cm lt., bipinnatisectis, 3-jugis, segmentis primariis basalibus breviter petiolulatis, terminalibus rhomboideis vel ovalibus ad 5 mm lg., in lobulos ovatos vel triangulares mucronulatos profunde sectis. Folia caulina superiora pinnatisecta, laminis ad 1.5 cm lg., 2-jugis, lobis lanceolato-linearibus, ad 5 mm lg.; suprema opposita, laminis integris vel pinnatisectis. Rami subhorisontales, inferiores alterni, supremi oppositi, ramulis 1 el 2 vulgo instructi. Umbellae involucri phyllis 4—5, herbaceis, linearibus; radiis 3—5 subaequilongis, ad 1.5 cm lg., leviter angulatis. Umbellulae involucelli phyllis involucri phyllis similibus; radiolis 10—12, pedicellis ad 2 mm lg. Petala alba, apice emarginata. Ovaria elongata, lanceolata, ad 2 mm lg., vittis vallecularibus solitariis, commissuralibus binis. Fructus ovales, lateraliter subcompressi. Mericarpia 3.0—3.5 × 0.9—1.0 mm, oblonga vel oblongo-linearia, stylopodiis planis, stylodiis 1.3—1.5 mm lg., dorso reflexis, commissuris angustis, jugis filiformibus, vittis vallecularibus solitariis, commissuralibus binis, endospermio subplano. (Fig. 1, *C, D*).

Typus: «Turkey, C1 Izmir, between Ephesus and Mariamane (the Virgin Mary's house); 37°55′ N, 27°20′ E; alt. 650 m; 27 V 1995; N T95-75, M. Pimenov, E. Kljuykov» (MW).

Paratypi. Ibid., 15 VIII 1996, M. Pimenov, E. Kljuykov, N 796-28 (LE); B1 Izmir, near Kemal-Paşa, Nif Dağ, northerm slope, in shrub, 38°25′ N, 27°26′ E; alt. 600 m; 28 V 1995, M. Pimenov, E. Kljuykov, N T95-87 (MW); Içel, Mersin; Yanibahse-pashkale, 22 V 1972, T. Uşlu, N 1561 (E).

Affinitas. Species nova *B. paucifolio* DC. valde affinis, sed foliis caulinis lacinulis ovatis vel lanceolato-ovatis (non linearibus), latioribus (10—12 non 1—2 mm) et ramulis synflorescentiae lateralibus horisontalibus differt.

8. *Pimpinella tragium* Vill. s. l.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 2400 m; 20 VIII 1996; N T96-216 (MW).

This calciphilous species is widespread in Turkey (Matthews, 1972; Huber-Morath, 1977) but not shown for Içel, althought C5 Niğde, as well as Konya and Adana were registered. Formally our gathering could be referred to subsp. *lithophila* (Schischk.) Tutin, but due to the great variability of the species the separation of its infraspecific taxa seems to be controversial and badly grounded.

9. *Berula erecta* (Huds.) Coville.

C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore, *Liquidambar* forest E of Köyçeğiz; 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996; N T96-279 (MW).

C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyaýla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600 m; 18 VIII 1996; N T96-74 (MW).

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-237 (MW).

The species having a very large area in temperate regions of North Hemisphaere both in the Old World and the New one is shown in Turkey (Peşmen, 1972) chiefly for Northern, Eastern and Central parts. Evidently the distribution of the species in Turkey was shown with substantial blanks, and later it was added by the findings in Burdur, Niğde (Huber-Morath, 1977), Elaziğ (Huber-Morath, 1980), Erzurum (Uotila, 1975) etc. As a result, Donner (1990) indicated larger distribution of *B. erecta* in Turkey, for instance in its Meciterranean part. We found it three times in C2 Muğla and C5 Içel in the conditions typical for this aquatic species. These gatherings could be of floristic interest as exact documentation of the species area, although it is not clear if they are complete novelties for Muğla and Içel. We can also note a collection of B. Yildaz (EGE) from Maraş (Goksu), the vilayet also not indicated in «Flora of Turkey».

10. *Crithmum maritimum* L.

C5 Adana, Mediterranean coast, Ceyhan delta, Karataş; 36°34′ N, 35°24′ E; sea litoral, cliffs; 17 VIII 1996; N T96-48 (MW).

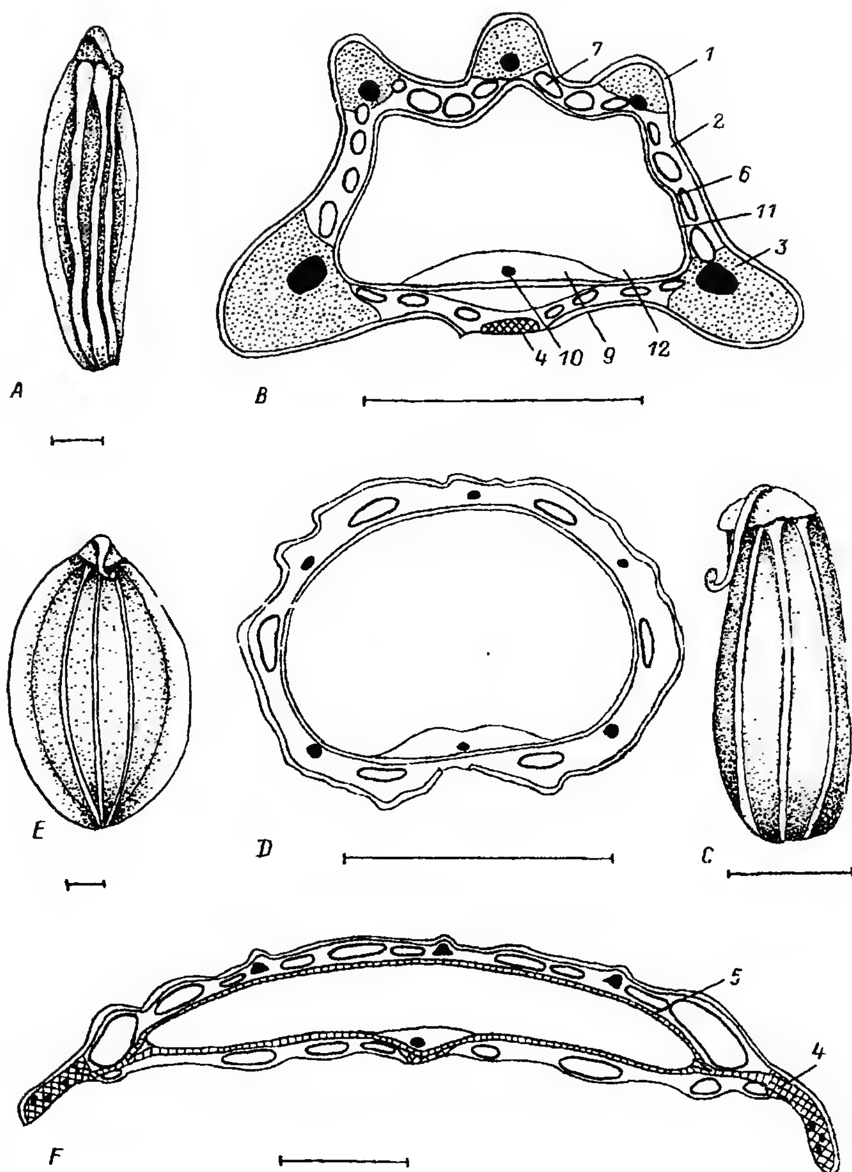


Fig. 1. *Crenosciadium siifolium (A, B), Bunium pinnatifolium (C, D), Ferula drudeana (E, F).*

A, C, E — mericarp; *B, D, F* — transaction of mericarp. *1* — exocarp, *2* — mesocarp, *3* — aerenchyma, *4* — sclerenchyma, *5* — hypendocarp, *6* — endocarp, *7* — oil duct, *8* — rib. vascular bundle, *9* — funicle, *10* — vascular bundle of funicle, *11* — spermoderma, *12* — endosperm. Bars — 1 mm.

This sea-shore species is widespread on the Mediterranean, as well as in Aegean and Pontic shores of Turkey. In «Flora of Turkey» (Hedge, Lamond, 1972) it was shown at Mediterranean shore only for Antalya (C3 and C4), but Donner (1990) noted additional squares, and as a result C5 is also included in the area. Thus it is not clear if our gathering is a true novelty.

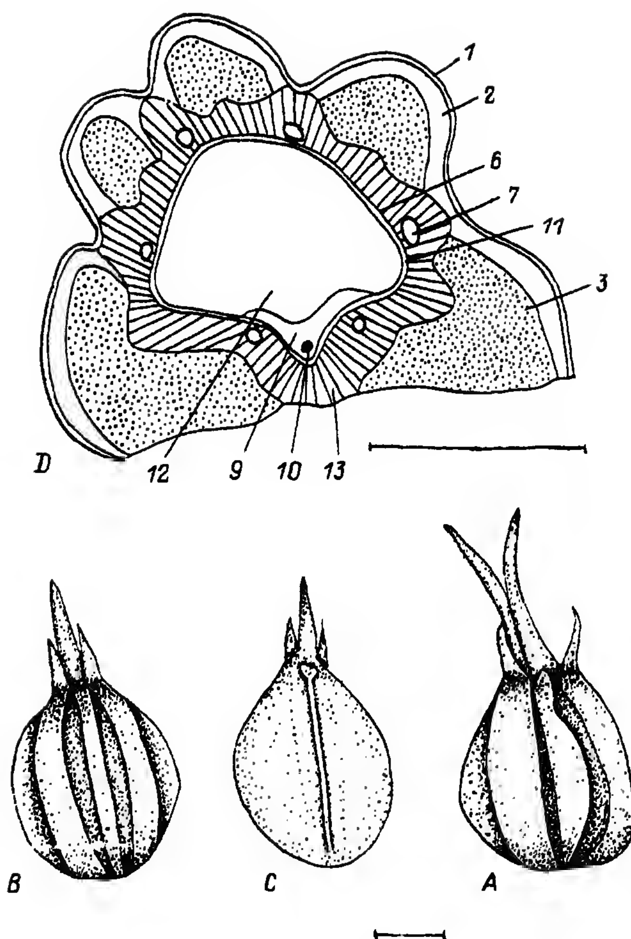


Fig. 2. *Oenanthe cyclocarpa.*

A — fruit (lateral view); *B, C* — mericarp (dorsal and commissural views); *D* — transaction of mericarp; *1—3, 6, 7, 9—12* — see fig. 1; *13* — sclerocarp. Bars — 1 mm.

11. Oenanthe cyclocarpa Pimenov et Kljuykov sp. nov.

Planta perennis, tota glabra. Radices funiformes vel fusiformes, fasciculatae. Caules 50—80 cm alt., costati, fistulosi, fere ad basin corymboso-ramosi. Folia radicalia ad basin abrupte in vaginam brevem triangulatam dilatata, laminis 6—15 cm lg., 2—3 cm lt., ambitu lanceolatis, bipinnatisectis, segmentis basalibus longipetiolulatis, lobis terminalibus 5—9 mm lg., 3—7 mm lt., rhomboideis vel obovatis, basi cuneatis, margine obtusilobatis. Folia caulina lobis terminalibus angustioribus, lanceolato-linearibus vel linearibus; folia superiora diminuta vaginis angustis, lobis paucis linearibus. Umbellae 2—5 cm in diam., 3—9-radiatae, radiis subaequilongis, 3—4 cm lg. Umbellulae ad 1 cm in diam., globosae, 20—25-florae, compactae, pedicellis (fructificatione) ad 1.5 mm lg. (florum exteriorum) ad reductis (florum interioum sessilium). Carpophorum nullum, fructus integri, 2.5—3.0 mm lg., 1.8—2.5 mm lt., subglobosi, basi et apice subcuneati (fig. 2). Dentes calycini lineares vel lineari-lanceolati, longi, acuti. Stylopodia conica, stylodia stricta, crassa, firma, ad 1.5 mm lg. Mericarpia dorso convexa, ambitu ovalia, ventre plana, jugis latis, obtusis, sat bene evolutis, marginalibus quam dorsalia duplo latioribus, valleculis angustis, commissuris latis. Exocarpium e cellulis minutis, leptodermaticis. Mesocarpium bistratosum: stratum externum in valleculis tenue, e cellulis minutis,

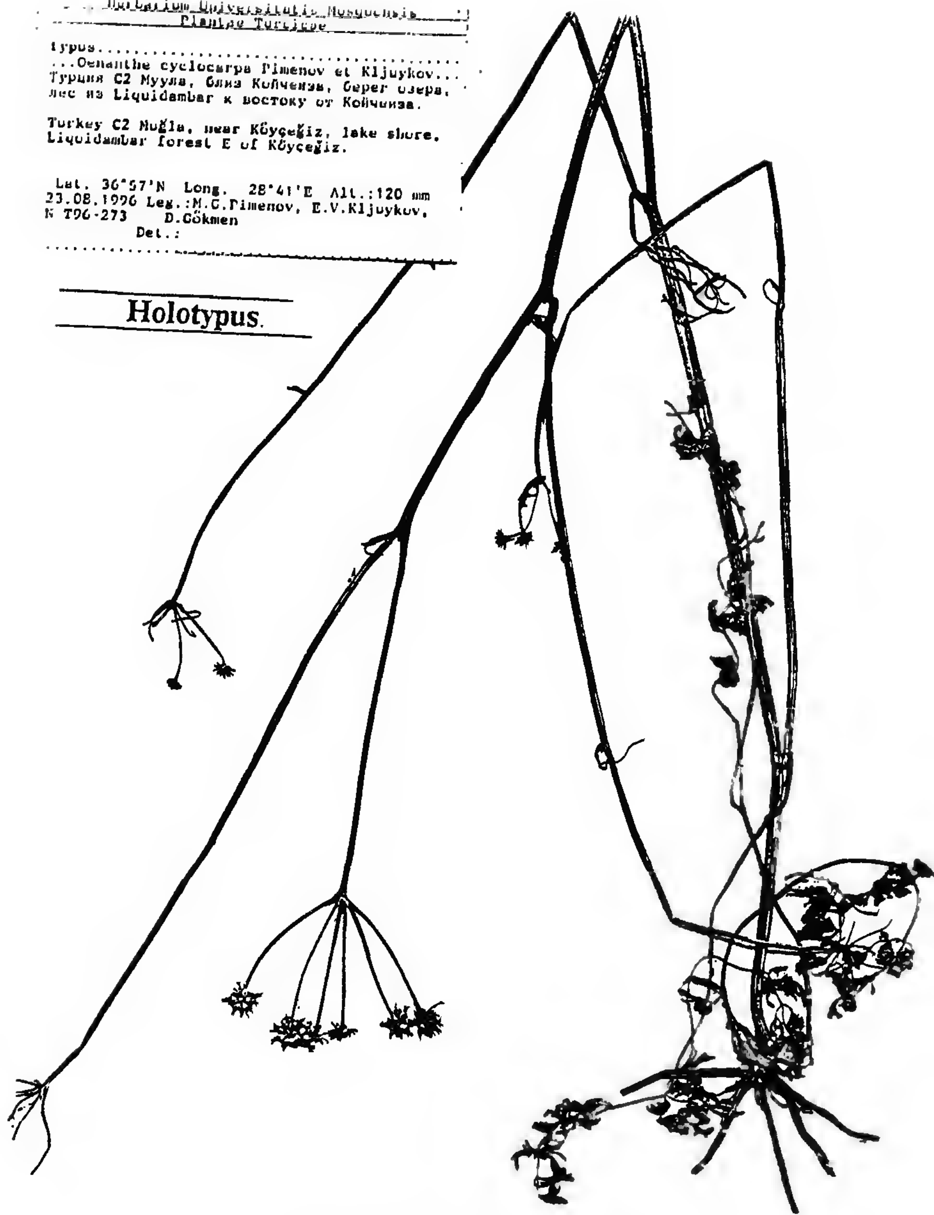


Fig. 3. *Oenanthe cyclocarpa* (holotypus).

leptodermaticis, in jugis aerophoris praeditum, e cellulis magnis, leptodermaticis, sublignescentibus, fissuratim porosis, stratum internum continuum sclerenchymis e cellulis pachydermaticis, valde lignescentibus, radialibus compositum (sclerocarpium). Vittae valleculares solitariae, commissurales binae. Endocarpium e cellulis angustis, vix lignescentibus. Spermoderma unistratosum, e cellulis minutis compositum. Endospermium ventre planum.

Typus: «Turkey C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore, *Liquidambar* forest E of Köyçeğiz, 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996, N T96-273, M. Pimenov, E. Kljuykov» (MW, iso — LE). (Fig. 2, 3).

Affinitas. A speciebus *O. silaifolia* Bieb. et *O. pimpinelloide* L. umbellulis globosis, fructibus subglobosis et radicibus non tuberiferis, ab *O. fistulosa* L. caulibus in nodis haud constrictis, segmentis foliorum radicalium latioribus, umbellulis 20—25 (nec 40—45)-floris, fructibus globosis et stylopodiis fructibus brevioribus bene differt.

The species was found in the same *Liquidambar* forest where *Hydrocotyle vulgaris* was. We compared our gatherings with a large set of Mediterranean and European *Oenanthe* species kept in G and LE, and were not able to find even the closely related species to say nothing of the identical gatherings. Probably, our plant is identical with «*O. globulosa*» included with some hesitations in «Flora of Turkey» (Hedge, Lamond, 1972: 373). True *O. globulosa*, spreading considerably westernmore, has the fruit twice or more as large as compared with our collection. I. C. Hedge and J. M. Lamond also described the Turkish «*O. globulosa*» with rather small fruits (3—5 × 3—4 mm).

Due to its isolated taxonomic position and very specific ecology we could suppose a relict status of the species.

12. *Oenanthe silaifolia* Bieb.

B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 1100 m; 24 V 1995; N T95-84 (MW).

The widespread species in Turkey, as well as in adjacent countries. In Western Anatolia it was pointed in A1 Çanakkale and B1 Izmir, but never in Manisa vilayet.

13. *Bupleurum orientale* Snogerup.

C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore, salt meadow W of Köyçeğiz; 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996; N T96-291 (MW, LE).

This is a rare species with scattered localities in Cyprus (locus classicus), Israel, Syria and S Turkey. In Turkey it was shown only for C3 Antalya, C5 Adana, and C6 Hatay (Snogerup, 1972). The new locality is an extension of the species area in northwestern direction.

14. *Bupleurum exaltatum* Bieb.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 2400 m; 20 VIII 1996; N T96-211 (MW).

A taxon with controversial taxonomy and nomenclature. In «Flora of Turkey» it is treated as *B. falcatum* L. subsp. *cernuum* (Tenore) Arcangeli, but in Russian tradition it is regarded as *B. exaltatum* Bieb., an independent species. The cycle of *B. falcatum* consists of very complicated aggregate of rather polymorphic taxa, but among them *B. exaltatum* is an extremely xerophytic race with comparatively clear diagnostic characters. Is can be easily recognized in nature; the Turkish plants from Toros Dağlari conform in their characters to the Caucasian, Iranian, and Middle-Asian plants. Our collection in C5 Içel closes a gap in the species distribution in S Turkey (Davis, 1972; Donner, 1990).

15. *Ammi majus* L.

B1 Izmir: Bornova, Ege Universitesi campus; 38°27′ N, 27°15′ E; alt. 50 m; 22 V 1995; N T95-66 (MW).

A. majus is a widespread weed in numerous Medeterranean countries, including Turkey. The omission of Izmir in the list of localities (Peşmen, 1972) seems to be an evident mistake, meanwhile that the plant was registered for Aydin (Huber-Morath, 1977).

16. *Gongylosciadium falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) Rech. f (*Falcaria falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) H. Wolff).

C2 Muğla, near Köyçeğiz, lake shore, salt meadow W of Köyçeğiz; 36°57′ N, 28°41′ E; alt. 120 m; 23 VIII 1996; N T96-289 (MW, LE).

This species of recently described monotypic genus (Rechinger, 1987) has a scattered distribution in Iran, Transcaucasia, and Turkey. In seems that its localities in Turkey have

not been elucidated completely. In our previous publication we (Pimenov et al., 1995) reported its new locality in Turkey, being the northeasternmost one; now, on the contrary, we found the species on its southwestern limit, which was extended almost up to the Aegean sea shore (previously the species westernmore locality was known in C2 Afyon only).

17. *Angelica purpurascens* (Lallem.) Gilli (*Xanthogalum purpurascens* Lallem.)

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-148 (MW).

This species (under different names) was collected previously «in monte Tauro» by Th. Kotschy and W. Siehe, but not shown exactly for Içel. We observed it as a rather rare species growing only in moist places along streams. The first impression was that the local plants differ from the Caucasian populations (the species was described from the Caucasus), in particular in absence of yellow secret in roots and the other parts of plant, in not decurrent leaf lobes and in the size of fruits, but following studies of herbarium collections in G and LE did not allow to trace geographical regularities in fruit and other distinctive characters. The question of specific separation of some taxa (*Tommasinia kotschyi, Angelica dura*) from the now adopted synonymy of *A. purpurascens*, and of the correct name for Toros populations remains to be open.

18. *Johrenia dichotoma* DC.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyayla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600 m; 18 VIII 1996; N T96-72 (MW, LE).

This locality is situated in the central part of the species area in Turkey. However, it was never shown for Içel, being collected in B6 Adana, C4 Konya, C5 Hatay (Chamberlain, 1972; Huber-Morath, 1977), and C3 Burdur (Yayintaş, 1992).

19. *Ferula drudeana* Korovin

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-236 (MW).

This is evidently the second collection of this rare species, before known only on the basis of type gathering in C5 Adana. The type («Im Norden des Vilajet Adana. Über Farasch auf dem Wega nach Yahaly. 1700 m. Über dem Erosionstale des Zamantia Su. Juli 1909. W. Siehe, 403», LE!, iso — E!) materials are rather incomplete (the upper part of stem, and separately leaf without sheath) and could not fully represent this robust plant. Thus the species description (Korovin, 1947; Peşmen, 1972) is to be amplified on the basis of the type sheets, our new gatherings and observations in nature.

Descriptio emendata et aucta.

Plants perennial, monocarpic, stout, 1.5—2.0 m tall; roots vertical, thicked, turnip-shaped; stems solid, at the base to 4 cm in diam., covered by fasciculate remains of petioles, rounded, corymbosely branching from the middle; upper branches verticillate. Basal leaves covered by short thin hairs, with long (to 20 cm long) petioles, blades triangular, 5—6-pinnatifid, 35—40 cm long, 25—30 cm broad. The sheats of cauline leaves not inflate, triangular, reflexed, puberulent. Umbels ca. 8 cm in diam., rays 11—15, subequal, to 5 cm long; umbellules 10—15-flowered, pedicels slender to 5 mm long. Calyx teeth obsolete. Fruits elliptic, 10—11 × 6.0—6.2 mm, strongly dorsally compressed, slightly convex; stylopodia low-conic; styles ca. 2 mm long, reflexed; marginal ribs narrow-winged, dorsal filiform; dorsal vittae 2—3 per vallecula, 8 on the commissure; exocarp consists of a layer of small cells, gently skirting near the proximal ends of marginal ribs; rib vascular bundles thin, in marginal ribs 2—3; inner lignified mesocarp very narrow (fig. 1, *E, F*).

20. *Opopanax hispidus* (Friv.) Griseb.

B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 1400 m; 24 V 1995; N T95-56 (MW).

C1 Izmir, between Ephesus and Mariamane (Virgin Mary's house); 37°55′ N, 27°20′ E; alt. 650 m; 27 V 1995; N T95-78 (MW).

It is rather strange that the species, being not rare in W Anatolia, had not been shown for the vilayets Manisa, and Izmir. The nearest localities cited in «Flora of Turkey» (Chamberlain, 1972) are in B1 Balikesir, C1 Muğla, and C2 Aydin.

21. *Crenosciadium siifolium* Boiss. et Heldr. ex Boiss.

C2 Muğla: Sandras Dağ, above village of Ağla; 37°02′ N, 28° 47′ E; alt. 1800 m; along streams; 24 VIII 1996; N T96-312 (MW, LE).

D. Chamberlain (1972) in «Flora of Turkey» cited only two gatherings of this rare, endemic to Anatolia, species, forming a monotypic genus — the type one from C3 Isparta (Mt Anemas), and the second from B2 Kütahya (Murat Dağ). Due to the lack of mature fruits, he characterized the genus *Crenosciadium* as a monotypic genus of unknown affinities, placing it alongside with *Opopanax*. Our collection made at the second half of August also is without ripe fruits, but a description of not completely mature ones (see below) permits to suppose a new opinion concerning taxonomic position of the genus.

The fruits of *C. siifolium* (fig. 1, *A*, *B*) are dehiscent to two mericarps, with 2-cleft carpophore. Mericarps 6.5 × 1.7 mm, slightly dorsally compressed, narrowly oblanceolate in outline. Calyx teeth obsolete. Stylopodia conical, styles ca. 0.8 mm long, strongly reflexed. Ribs prominent, narrow-winged, marginal rather broader than dorsal. Exocarp composed by small cells with somewhat thicked walls; commissure narrow. The ribs with aerophores consisting of large round cells with thin lignified chinked-porous walls. Vittae 3—4 per vallecula, commissural 7—8. Endocarp consisting of parenchymatous small cells with thicked inner and thin outer walls. Spermoderma unilayered, of very small cells. Endosperm in section slightly convex, its commissural face with large not deep groove.

This structure of fruit is more similar to that of *Sium*, than of *Opopanax*, having dorsally compressed mericarps. The similarity with *Sium* is expressed in the general form of mericarp cross-section, almost equal and rather developed ribs with clearly differentiated aerophores, narrow commissure and some other characters. Within *Sium* the carpological structure is rather variable: the species of the type section possess well developped ribs with aerophores, as *Crenosciadium*, bur their vittae are solitary; on the contrary, in sect. *Sisarum* pericarp is thin, and vittae 2—4 per vallecula.

22. *Pastinaca umbrosa* Stev. ex DC. (*P. sativa* L. subsp. *urens* (Req. ex Godron) Čelak.).

C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyaýla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600 m; 18 VIII 1996; N T96-83 (MW).

C5 Içel, Toros Dağlari, near Arslanköy; 37°08′ N, 34°16′ E; alt. 1900 m; 20 VIII 1996; N T96-150 (MW).

It seems that this weed species now enlarges its area in Turkey, and above cited localities add Içel to the list of Mediterranean vilayets where it is registered. One of nearest localities has been registered in C4 Konya (Sümbül, Erik, 1987). Earlier we (Pimenov et al., 1995) recorded its new regions of distribution in the opposite part of the country.

23. *Leiotulus secacul* (Banks et Soland.) Pimenov et Ostroumova (*Malabaila secacul* Banks et Soland.)

B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 1400 m; 24 V 1995; N T95-38 (MW).

C1 Izmir, between Ephesus and Mariamane (Virgin Mary's house); 37°55′ N, 27°20′ E; alt. 300 m; 27 V 1995; N T95-73 (MW).

These gatherings add B1 and C1, Manisa and Izmir to Turkish distribution of the species, compiled by D. Chamberlain (1972) with an addition by S. Erik (1983). Thus W Anatolia is to be included in its area. Our collections contain the plants with 7—13-rayed umbels, and it seems that the species description in this character can be

elaborated. At least, some extra-Turkish gatherings have the umbels with less than 15—20 rays.

24. *Heracleum platytaenium* Boiss.

C5 Içel, Toros Dağlari, near Çamliyaýla; 37°09′ N, 34°36′ E; alt. 1600 m; 18 VIII 1996; N T96-141 (MW).

H. platytaenium is the most widely distributed Turkish species of the genus, the only representative of *Heracleum* in many country's regions far from the Caucasus. P. H. Davis (1972) did not show it for Mediterranean Turkey, what was cofirmed by Donner (1990). In Çamliyaýla it was found only near the settlement and can be regarded as a weed or alien plant.

25. *Orlaya daucoides* (L.) Greuter

B1 Manisa, Spildağ (Mt Sipylus); 38°34′ N, 27°23′ E; alt. 1400 m; 24 V 1995; N T95-45 (MW).

The nearest registered point is Kemalpaşa in B1 Izmir (Cullen, 1972).

26. *Daucus involucratus* Smith

C5 Adana, Mediterranean coast, Ceyhan delta, Karataş; 36°34′ N, 35°24′ E; alt. 10 m; 17 VIII 1996; N T96-60 (MW).

This E Mediterranean species was known in Turkey only in B1, C1, and C2 squares (vilayets Izmir and Muğla) (Cullen, 1972). Our collection made on the typical for species sea-shore slopes enlarges the area to the east. Probably, this is the easternmost locality of the species.

Acknowled gements

Our 1995—1996 collections appeared to be possible thanks to substantial support of our Izmir colleagues from Ege Universitesi, Prof. Münir Öztürk and Prof. Özcan Seçmen; we are very much obliged to them for their multi-sided help. We are also grateful to our 1996 fellow-travellers, Prof. Vadim N. Pavlov and Dr. Vladimir S. Novikov, with whom we realized our botanical excursions.

The authors would like to thank the Russian Foundation for Fundamental Investigations (RFFI) for financial support.

LITERATURE CITED

Тамамшян С. Г. Umbelliferae // Флора Кавказа. М.; Л., 1967. Т. 7. С. 5—137.

Akman Y., Quezel P., Ketenoğlu O., Kurt L. Analyse syntaxinomique des forêts de *Liquidambar orientalis* en Turquie // Ecol. Mediterr. 1993. Vol. 19. N 1/2. P. 49—57.

Altan Y. A9 (Erzurum) için yeni floristik kayitlar // Turk. J. Bot. (Doğa). 1987. Vol. 11. N 2. P. 213—216.

Chamberlain D. F. Johrenia DC., *Opopanax* W. Koch, *Crenosciadium* Boiss., *Malabaila* Hoffm. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 434—437, 471—473, 484—488.

Cullen J. Orlaya Hoffm., Daucus L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 529—536.

Davis P. H. Eryngium L., *Bupleurum* L. (perennial), *Heracleum* L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 292—304, 416—418, 488—500.

Donner J. Distribution maps to P. H. Davis, «Flora of Turkey». 1—10 // Linzer Biol. Beitr. 1990. Bd 22. H. 2. S. 381—515.

Erik S. New floristic records from Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1983. Vol. 41. N 2. P. 248—293.

Eyce B., Ocakverdi H. Melendiz dağlari (Niğde) floristina katkilari // Turk. J. Bot. (Doğa). 1987. Vol. 11. N 2. P. 241—255.

Greuter W. Floristic report on the Cretan area // Mems. Soc. Broter. 1974. T. 24. P. 131—171.

Hedge I. C., Lamond J. M. Myrrhoides Heister ex Fabr., *Anthriscus* Pers., *Bunium* L., *Crithmum* L., *Oenanthe* L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 310, 321—325, 342—347, 367, 372—376.

Hedge I. C., Lamond J. M., Peşmen H. et al. *Umbelliferae* // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 265—538.

Hoey M. T., Parks C. R. Isozyme divergence between eastern Asian, North American, and Turkish species of *Liquidambar* (*Hamamelidaceae*) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. P. 938—947.

Huber-Morath A. Weitere Ergänzungen zur Flora der Türkei // Bauhinia. 1977. Bd 6. H. 1. S. 93—188.

Huber-Morath A. Ergänzungen zur P. H. Davis's «Flora of Turkey and the East Aegean Islands». 1—6. I // Candollea. 1980. Vol. 35. Pt. 2. P. 569—608.

Kilinç M., Özen F. Samsun ve Sinop'dan (A5, A6) yeni floristik kavitlar // Turk. J. Bot. 1993. Vol. 17. P. 37—39.

Korovin E. P. Generis *Ferula* (Tourn.) L. monographia illustrata. Tashkent, 1947. 83 p.

Matthews V. A. Pimpinella L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 352—364.

Peşmen H. Berula W. Koch, *Ammi* L., *Ferula* L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 366, 426—427, 440—453.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Khokhrjakov A. P. New records of the *Umbelliferae* from the North-Eastern Anatolia (Turkey) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 100—108.

Post G. E. Flora of Syria, Palestine and Sinai. Beiruth, 1932. 2nd ed. Vol. 1. 639 p.

Rechinger K. H. Hydrocotyle L.; *Congylosciadium* Rech. f. // Flora Iranica. Graz, 1987. Vol. 162. P. 40; 308.

Snogerup S. Bupleurum L. (annual) // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 393—416.

Sümbül H., Erik S. Taşeli platosundan (C4) yeni floristik kayitlar // Turk. J. Bot. (Doğa). 1987. Vol. 11. N 3. P. 330—347.

Turland N. J., Chilton L., Press J. R. Flora of the Cretan area. London, 1993. 439 p.

Uotila P. Notes on the flora of Anatolia // Ann. Bot. Fenn. 1975. Vol. 12. N 4. P. 183—186.

Yayintaş A. C3 (Burdur) içiu yeni kayitlar // Turk. J. Bot. 1992. Vol. 16. P. 147—152.

Yildiz B., Kit Tan. Thirteen new species from Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1988. Vol. 45. N 3. P. 439—451.

Zohary M. Umbelliferae // Flora Palaestina. Jerusalem, 1972. Vol. 2. P. 383—453.

Moscow state university
Russia
Ege Üniversitesi
Bornova—Izimir, Turkey

Received 6 V 1997

РЕЗЮМЕ

Уточнено распространение 26 видов *Umbelliferae*, встречающихся в Эгейской и Средиземноморской частях Турции. Описаны два новых вида — *Oenanthe cyclocarpa* Pimenov et Kljuykov и *Bunium pinnatifolium* Kljuykov. Впервые для Турции указан *Hydrocotyle vulgaris*. Остальные виды не были указаны ранее для соответствующих вилайетов или квадратов географической сетки. Уточнены описания некоторых видов, ранее описанных по недостаточному материалу. Для рода *Crenosciadium* выяснено положение в системе *Apioideae*.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.475 : 582.47 : 582.49

© Е. Н. Муратова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ. 3. *PINACEAE* (*PSEUDOLARIX* — *TSUGA*) — *GNETACEAE*

E. N. MURATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF GYMNOSPERMES. 3. *PINACEAE* (*PSEUDOLARIX* — *TSUGA*) — *GNETACEAE*

Представлены данные о числах хромосом некоторых родов семейства *Pinaceae* (*Pseudolarix, Pseudotsuga, Tsuga*), семейств *Sciadopityaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae, Ephedraceae* и *Gnetaceae*, появившиеся после публикации справочника «Хромосомные числа голосеменных растений» (Муратова, Круклис, 1988).

В этом последнем сообщении представлены данные о числах хромосом некоторых родов сем. *Pinaceae* (*Pseudolarix, Pseudotsuga, Tsuga*), семейств *Sciadopityaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae, Ephedraceae* и *Gnetaceae*. Роды в семействах и виды в пределах родов приводятся по алфавиту. Синонимы видовых названий не указываются, за исключением тех случаев, когда одни и те же виды встречаются в нескольких местах под разными названиями.

Для каждого вида приведены все установленные соматические числа хромосом (2n) независимо от того, определялись ли они в соматических клетках или генеративных. Информация о местах сбора не дается, так как в тезисах и многих зарубежных публикациях она отсутствует. Хромосомные числа располагаются от большего к меньшему, авторы цитируются в хронологическом порядке. В большинстве случаев они указаны по оригиналам. Цитирование автора в списке хромосомных чисел со ссылкой на другой источник означает, что его данные не были опубликованы в специальной работе и впервые сообщаются другим автором.

Порядок *Coniferales*

Pinaceae Lindl. — сосновые

Pseudolarix Gord. — лжелиственница

P. amabilis (Nels.) Rehd. (*P. kaempferi* (Lindl.) Gord.), **2n = 44**. Huang et al., 1989; Li, 1994.

P. kaempferi (Lindl.) Gord. (*P. amabilis* (Nels.) Rehd.), **2n = 44**. Hizume, 1988.

Pseudotsuga Carr. — лжетсуга

P. forrestii Graib. (*P. wilsoniana* Hayata), **2n = 24**. Sziklai et al., 1987.

P. gaussenii Flous, **2n = 24**. Sziklai et al., 1987.

P. japonica (Shiras.) Beiss., **2n = 24**. Sziklai et al., 1987; Hizume, 1988; Hizume, Kondo, 1992.

P. macrocarpa (Vasey) Mayr, **2n = 24**. Sziklai et al., 1987.

P. menziesii (Mirb.) Franco, **2n = 26**. Sziklai et al., 1987; Мурая и др., 1988; Hizume, 1988; Hizume, Akiyama, 1992; Hizume, Kondo, 1992.

P. menziesii var. *glauca* (*P. glauca* Mayr), **2n = 26**. Sziklai et al., 1987; Hizume, Kondo, 1992.

P. sinensis Dode, **2n = 24**. Sziklai et al., 1987; Hizume, Kondo, 1992.

P. wilsoniana Hayata (*P. forrestii* Graib.), **2n = 24**. Sziklai et al., 1987; Hizume, Kondo, 1992.

Tsuga (L.) Carr. — тсуга

T. canadensis (L.) Carr., **2n = 24**. Hizume, 1988.
T. caroliniana Engelm., **2n = 24**. Hizume, 1988.
T. chinensis (Franch.) Pritz, **2n = 24**. Hizume, 1988.
T. diversifolia (Maxim.) Mast., **2n = 24**. Hizume, 1988.
T. heterophylla (Raf.) Sarg., **2n = 24**. Taylor, Mulligan, 1968; Hizume, 1988.
T. sieboldii Carr., **2n = 24**. Hizume, 1988; Kim, 1996.

Sciadopityaceae (Pilg.) J. Doyle — сциадопитиевые

Sciadopitys Siebold et Zucc. — сциадопитис

S. verticillata (Thunb.) Siebold et Zucc., **2n = 20**. Li, 1988b, 1989; Hizume, 1989; Kim, 1996.

Taxodiaceae Warm. — таксодиевые

Athrotaxis D. Don — атротаксис

A. cupressoides D. Don, **2n = 22**. Li, 1992, Toda, 1992, 1996.
A. laxifolia Hook., **2n = 22**. Toda, 1992, 1996.
A. selaginoides D. Don, **2n = 22**. Li, 1992; Toda, 1992, 1996.

Cryptomeria D. Don — криптомерия

C. fortunei Hooibrenk ex Otto et Dietr., **2n = 22**. Toda, Fujimoto, 1983, 1985; Li, 1987c, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Toda, 1989, 1992, 1996; Kim, 1996.

C. japonica (L. f.) D. Don, **2n = 22**. Durisutanto, 1985; Li, 1987c, 1989, 1990; Kondo, 1988; Mehra, 1988; Hizume, 1989; Hizume et al., 1989; Toda, 1989, 1992, 1994, 1996; Nakamura et al., 1990, 1991. **2n = 23**.*[1] Kondo, 1988; Nakamura et al., 1991. **2n = 33, 34**.* Nakamura et al., 1990; Toda, 1994. **2n = 44**. Toda, 1994.

Cunninghamia R. Br. — куннингамия

C. konishii Hayata, **2n = 22**. Li, 1987c, 1989, 1990.

C. lanceolata (Lamb.) Hook. fil. (*C. sinensis* R. Br.), **2n = 22**. Ferakova, Murín [Löve, 1978a]; Han et al., 1978; Chen, Ye, 1985; Zhang, 1985; Tong, Hao, 1985, 1986; Fang, Hsu, 1986; Huang, Hsu, 1986; Xia, Liao, 1986; Li, 1987b, c, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Cheng, Fang, 1990; Li et al., 1990; Toda, 1992, 1996, Kim, 1996. **2n = 22 + 2B**. Han et al., 1978; Chen, Ye, 1985; Fang, Hsu, 1986.

C. unicanaliculata D. Y. Wang et H. L. Liu, **2n = 22**. Li, 1987c, 1989, 1990.

Glyptostrobus Endl. — глиптостробус

G. pensilis (Staunton) C. Koch, **2n = 22**. Li, 1984, 1987a, c, 1989, 1990; Fang, 1986; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996.

---

[1] Здесь и далее: * данное число отмечено у единичных сеянцев.

Metasequoia Miki ex Hu et Cheng — метасеквойя

M. glyptostroboides Hu et Cheng, **2n = 22**. Popova, Česchmedjiev [Löve, 1978b]; Fang, 1986; Li, 1986a, d, 1987c, d, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996; Kim, 1996. **2n = 22 + 1B**. Fang, 1986.

Sequoia Endl. — секвойя

S. sempervirens (Lamd.) Endl., **2n = 66**. D'Amato, 1977, 1978; Li, 1986d, 1987a, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1994, 1996.

Sequoiadendron Buchh. — секвойядендрон

S. giganteum (Lindl.) Buchh., **2n = 22**. Inaba et al., 1987; Toda, Nagano, 1985; Li, 1987d, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996.

Taiwania Hayata — тайвания

T. cryptomerioides Hayata, **2n = 22**. Kuo et al., 1972; Li, 1987c, 1989, 1990; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996.

T. flousiana Gauss., **2n = 22**. Fang, 1986; Li, 1986b, c, 1987c, 1989, 1990; Hizume et al., 1988a; Hizume, 1989. **2n = 22 + 1B**. Fang, 1986.

Taxodium L. C. M. Rich. — таксодий

T. ascendens Brongn., **2n = 22**. Huang, Hsu, 1984; Li, 1988a, c, 1989, 1990; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996. **2n = 22 + 2B**. Huang, Hsu, 1984; Li, 1988c, 1989, 1990.

T. distichum (L.) L. C. M. Rich., **2n = 22**. Li, 1988a, 1989, 1990; Nagano et al., 1987; Hizume et al., 1988a; Mehra, 1988; Hizume, 1989; Toda, 1992, 1996; Kim, 1996.

T. mucronatum Ten., **2n = 22**. Li, 1988a, 1989, 1990; Toda, 1992, 1996.

Cupressaceae Bartl. — кипарисовые

Actinostrobus Miq. — актиностробус

A. pyramidalis Miq., **2n = 22**. Nagano et al., 1990.

Callitris Vent. — каллитрис

C. columellaris F. Muell., **2n = 22**. Mehra, 1988.
C. endlicheri (Parl.) F. M. Bailey, **2n = 22**. Li et al., 1994.
C. oblonga L. C. M. Rich., **2n = 22**. Nagano et al., 1990.
C. preissii (Miq.) R. Br., **2n = 22**. Li et al., 1994.
C. verrucosa R. Br., **2n = 22**. Li et al., 1994.

Chamaecyparis Spach — кипарисовик

C. lawsoniana (A. Murr.) Parl., **2n = 22**. Ohguno, Okamuda, 1987; Nagano et al., 1987.

C. lawsoniana (A. Murr.) Parl. × *C. obtusa* (Siebold et Zucc.) Endl., **2n = 22**. Ohguno, Okamuda, 1987.

C. nootkatensis (D. Don) Sudw., **2n = 22**. Nagano, Toda, 1989.

C. obtusa (Siebold et Zucc.) Endl., **2n = 22**. Nagano, Toda, 1986b; Ohguno, Okamuda, 1987; Kim, 1996.

C. obtusa (Siebold et Zucc.) Endl. × *C. pisifera* Siebold et Zucc., **2n = 22**. Ohguno, Okamuda, 1987; Nagano, Toda, 1987.

C. pisifera Siebold et Zucc., **2n = 22**. Nagano, Toda, 1986b; Ohguno, Okamuda, 1987; Kim, 1996.

× *Cupressocyparis* Dall.

C. leylandii (Dall. et A. B. Jacks.) Dall. (*Cupressus macrocarpa* Hartw. × *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Sudw.), **2n = 22**. Nagano, Toda, 1989.

Cupressus L. — кипарис

C. funebris Endl., **2n = 22**. Qi, 1985; Mehra, 1988.
C. gigantea Cheng et L. K. Fu, **2n = 22**. Liang, 1990.
C. goveniana Gorg. ex Lindl., **2n = 22**. Mehra, 1988.
C. lusitanica Mill., **2n = 22**. Mehra, 1988.
C. macrocarpa Hartw., **2n = 44**. Mehra, 1988. **2n = 22**. Nagano, Toda, 1989.
C. sempervirens L., **2n = 22**. Capineri et al., 1978; Mehra, 1988.
C. torulosa D. Don (*C. duclouxiana* Hickel), **2n = 22**. Mehra, 1988.

Juniperus L. — можжевельник

J. ashei Buchh., **2n = 22**. Irving, 1980.
J. chinensis L. (*Sabina chinensis* Ant.), **2n = 44**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996.
J. chinensis var. *globosa* Hornibr., **2n = 44**. Kim, 1988, 1996.
J. chinensis var. *horizontalis* Nakai, **2n = 44**. Kim, 1988, 1996.
J. chinensis var. *jacobiana*, **2n = 44**. Nagano et al., 1991a.
J. chinensis var. *kaizuka* Hort., **2n = 44**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996.
J. chinensis var. *procumbens* (Siebold) Endl. (*J. procumbens* Siebold), **2n = 44**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996.
J. chinensis var. *sargentii* Henry, **2n = 22**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996. **2n = 44**. Kim, 1988, 1996.
J. communis L., **2n = 22**. Taylor, Mulligan, 1968; Козубов, 1974; Uhriková, Scwarzowá [Löve, 1978b]; Mehra, 1988; Дмитриева, Парфенов, 1991.
J. communis subsp. *alpina* (Suter) Čelak (*J. sibirica* Burgsd.), **2n = 22**. Contandriopoulus, Gamissans [Májovský et al., 1987].
J. fargesii Rehder, **2n = 22**. Mehra, 1988.
J. horizontalis Moench, **2n = 22**. Nagano, Toda, 1987; Nagano et al., 1991a.
J. lutchuensis Nakai, **2n = 22**. Nagano et al., 1991a.
J. macrocarpa Boiss., **2n = 22**. Mehra, 1988.
J. oxycedrus L., **2n = 22**. Natarajan, 1977.
J. phoenicea L., **2n = 44**. Santa-Bárbara et al., 1994.
J. pseudosabina Fisch. et C. A. Mey., **2n = 22**. Mehra, 1988.
J. rigida Siebold et Zucc., **2n = 22**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996.
J. rigida var. *koreana* Siebold et Zucc. (*J. coreana* Nakai), **2n = 22**. Kim, 1988, 1996.
J. sibirica Burgsd., **2n = 22**. Жукова, Петровский, 1975.
J. virginiana L., **2n = 22**. Nagano et al., 1991a; Kim, 1988, 1996. **2n = 33**. Kim, 1988, 1996.
J. wallichiana Hook. fil. ex Brandis, **2n = 44**. Mehra, 1988.

Microbiota Kom. — микробиота

M. decussata Kom., **2n = 22**. Nagano et al., 1991b.

Platycladus L. C. M. Rich. — платикладус

P. orientalis (L.) Franco, **2n = 22**. Ge, Li, 1989.

Tetraclinis Mast. — тетраклинис

T. articullata (Vahl.) Mast., **2n = 22**. Cueto Romero, Blanca Lópes, 1987.

Thuja L. — туя

T. occidentalis L., **2n = 22**. Mehra, 1988; Kim, 1996.
T. orientalis L. (*Platycladus orientalis* (L.) Franco), **2n = 22**. Kim, 1996.
T. plicata D. Don, **2n = 22**. Taylor, Mulligan, 1968.

Thujopsis Siebold et Zucc. — туевик

T. dolabrata Siebold et Zucc., **2n = 22**. Nagano, Toda, 1986a; Nagano et al., 1987; Kim, 1996.

Widdringtonia Endl. — виддрингтония

W. whytei Rendle, **2n = 22**. Mehra, 1988.

Podocarpaceae Endl. — подокарповые

Dacrydium Soland. ex Lamb. — дакридиум

D. laxifolium Hook. fil. × *D. intermedium* T. Kirk., **2n = 30**. Quinn, 1965.

Podocarpus L'Herit. ex Pers. — подокарп

P. fleuryi Hickel, **2n = 26**. Huang et al., 1986, 1989; Chen, Huang, 1989.
P. macrophyllus (Thunb.) D. Don, **2n = 37**. Hizume et al., 1988b; Kim, 1996. **2n = 38**. Hizume et al., 1988b; Mehra, 1988; Kim, 1996.
P. nagi (Thunb.) Zoll. et Moritzi ex Makino, **2n = 26**. Huang et al., 1986, 1989; Chen, Huang, 1989. **2n = 29**. Zou, 1982.
P. neriifolius D. Don, **2n = 34**. Mehra, 1988.

Cephalotaxaceae F. Neger — головчатотиссовые

Cephalotaxus Siebold et Zucc. — головчатый тисс

C. drupacea Siebold et Zucc., **2n = 24**. Favre-Duchartre, 1957.
C. fortunei Hook., **2n = 24**. Mehra, 1988.
C. griffithii Hook., **2n = 24**. Mehra, 1988.
C. harringtonia var. *drupacea* Koidz. (*C. drupacea* Siebold et Zucc.), **2n = 24**. Mehra, 1988.
C. koreana Nakai, **2n = 24**. Kim, 1996.
C. mannii Hook., **2n = 24**. Mehra, 1988.
C. sinensis (Rehd. et Wils.) Li, **2n = 24**. Chen, 1995.

Taxaceae S. F. Gray — тиссовые

Amentotaxus Pilg. — аментотаксус

A. argotaenia (Hance) Pilg., **2n = 40**. Guan et al., 1993.

Taxus L. — тисс

T. baccata L., **2n = 24**. Murín [Majovský et al., 1987].
T. caespitosa Nakai, **2n = 24**. Kim, 1996.
T. chinensis var. *mairei* (Lemme et Levl.) Cheng ex L. K. Fu, **2n = 16**. Huang et al., 1986, 1989.
T. cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl., **2n = 24**. Kim, 1996.
T. wallichiana Zucc., **2n = 24**. Mehra, 1988.

Torreya Arn. — торрейя

T. grandis Fort., **2n = 33**. Chen, 1990.
T. nucifera (L.) Siebold et Zucc., **2n = 22**. Kim, 1996.

Порядок *Gnetales*

Ephedraceae Dumort. — эфедровые

Ephedra L. — эфедра

E. americana Humb. et Bonpl. ex Willd., **2n = 14**. Nakata, Oginuma, 1989.
E. campylopoda C. A. Mey. (*E. fragilis* var. *campylopoda* Stapf), **2n = 14**. Bianco et al., 1987, 1988.
E. distachya L., **2n = 28**. Bianco et al., 1987; Murín [Majovský et al., 1987]. **2n = 36**. Tarnavshi, Lungeanu, 1970.
E. foliata Boiss. ex C. A. Mey., **2n = 14**. Singh et al., 1981; Bhatnagar, Singh, 1984.
E. fragilis var. *fragilis* Desf., **2n = 28**. Colombo, Marcenó, 1989.
E. intermedia var. *tibetica* Stapf, **2n = 14**. Chouhdry, Tanaka, 1981.
E. ochreata Miers., **2n = 14**. Hunziker, 1995.
E. rupestris Benth., **2n = 14**. Hunziker, 1995.
E. viridis Coville, **2n = 28**. Hunziker, 1995.

Gnetaceae Blume — гнетовые

Gnetum L. — гнетум

G. montanum Margkr., **2n = 44**. Hizume et al., 1993.

Работа поддержана Международным научным фондом (фонд Сороса) по программе «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дмитриева С. А., Парфенов В. И. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга (на примере Березинского биосферного заповедника). Минск, 1991. 230 с.
Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 395—401.
Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л., 1974. 134 с.
Муратова Е. Н., Круклис М. В. Хромосомные числа голосеменных растений. Красноярск, 1988. 117 с.
Мурая Л. С., Буторина А. К., Дудецкая Е. М. Мейоз при микроспорогенезе и развитие мужского гаметофита у лжетсуги в условиях интродукции // Лесоведение. 1988. № 5. С. 37—44.
D'Amato F. Cytogenetics of differentiation in tissue and cell cultures // Appl. and fund. aspects of plant cell, tissue and organ culture. Berlin; Heidelberg; New York, 1977. P. 343—375.
D'Amato F. Chromosome number variation in cultured cells and regenerated plants // Front. Plant Tissue Culture. Calgary, 1978. P. 287—295.
Bianco P., Medagli P., D'Emerico S. Numeri cromosomici per la flora Italiana: 1136—1138 // Inform. Bot. Ital. 1987. Vol. 19. P. 319—321.
Bianco P., Medagli P., D'Emerico S., Ruggiero L. Ephedra campylopoda C. A. Meyer (*Gnetopsida*), nuova per la flora Italiana // Webbia. 1988. Vol. 42. N 2. P. 161—166.
Bhatnagar S. P., Singh M. N. Organogenesis in the cultured female gametophyte of *Ephedra foliata* // J. Exp. Bot. 1984. Vol. 35. P. 268—278.
Capineri R., D'Amato G., Marchi P. Numeri cromosomici per la flora Italiana: 534—583 // Inform. Bot. Ital. 1978. Vol. 10. P. 421—465.
Chen K.-y. C-banding analysis for the complement of triploid *Torreya grandis* // Acta Bot. Sinica. 1990. Vol. 32. N 9. P. 731—732.
Chen K.-y. Karyotype and sex chromosomes in *Cephalotaxus sinensis* // Acta Bot. Sinica. 1995. Vol. 37. N 2. P. 159—161.

Chen K.-y., Fang Y.-x. Two C-banding patterns in the seeds of *Cunninghamia lanceolata* // Acta Bot. Sinica. 1990. Vol. 32. N 10. P. 819—820.

Chen W.-s., Ye Z. Y. Preliminary study on karyotypes of cultivars of *Cunninghamia lanceolata* from Guangxi // Guihaia. 1985. Vol. 5. N 4. P. 373—376.

Chen Z.-y., Huang S.-f. The karyotypes of five cultiated plants // Acta Bot. Austro Sinica. 1989. Vol. 4. P. 75—83.

Chouhdry A. S., Tanaka R. Diploid form of *Ephedra intermedia* var. *tibetica* // Chrom. Inf. Serv. 1981. N 31. P. 3—4.

Colombo P., Marcenó C. Números cromosomáticos de plantas occidentales, 539—550 // An Jard. Bot. Madrid. 1989. Vol. 47. N 1. P. 167—174.

Cueto Romero M., Blanca López G. Números chromosomáticos de plantas occidentalis // An Jard. Bot. Madrid. 1987. Vol. 43. P. 404—409.

Durisutanto F. X. Karyotype study on two varieties of *Cryptomeria japonica* D. Don // GFG-Report, German Forestry Group, Mulawarman Univ. 1985. N 2. P. 13—23.

Fang Y.-x. Karyotypic analysis of *Glyptostrobus pensilis, Metasequoia glyptostroboides* and *Taiwania flousiana* // J. Shanghai Norm. Univ. Nat. Sci. 1986. Vol. 3. P. 48—55.

Fang Y.-x., Hsu P. Patterns of karyotype differentiation of some geographical races of *Cunninghamia lanceolata* // J. Wuhan Bot. Res. 1986. Vol. 4. N 4. P. 347—352.

Favre-Duchartre M. Contribution à l'étude de la reproduction chez *Cephalotaxus drupacea* // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1957. T. 18. Fs. 4. P. 305—343.

Ge C.-i, Li Y.-k. Observation on the chromosome numbers of medical plants of Shandong Province (II) // Chin. Traditional Herbal Drugs. 1989. Vol. 20. N 6. P. 34—35.

Guan Q.-L., Yu Z.-L., Feng Y.-L. Study on chromosomes of *Amentotaxus argotaenia* // Acta Bot. Yunnanica. 1993. Vol. 15. N 4. P. 385—391.

Han Y., Tong Y., Yang Z. Preliminary study of *Cunninghamia lanceolata* karyotype // Sci. Silvae Sinica. 1978. Vol. 16 (suppl.). P. 37—41.

Hizume M. Karyomorphological studies in the family *Pinaceae* // Mem. Fac. Educ. Ehime University. Ser. 3. Natural Sci. 1988. Vol. 8. N 2. P. 1—108.

Hizume M. Karyomorphological studies in twelve species in the *Taxodiaceae* with special reference to cytotaxonomical position of *Sciadopitys verticillata* // Mem. Fac. Educ. Ehim. University. Ser. 3. Natural Sci. 1989. Vol. 9. P. 7—32.

Hizume M., Abe K. K., Tanaka A. Fluorescent chromosome bandings in the *Taxodiaceae* // Kromosomo. 1988. II. Vol. 50. P. 1609—1619. (Hizume et al., 1988a).

Hizume M., Akiyama M. Size variation of chromomycin A_3-band in chromosomes of Douglas fir, *Pseudotsuga menziensii* // Jap. J. Genet. 1992. Vol. 67. P. 425—435.

Hizume M., Gu Z., Yue Z., Kondo K. Karyomorphological study on *Gnetum montanum* collected in Yunnan, China // Chromosome Inf. Serv. 1993. N 54. P. 23—25.

Hizume M., Kondo K. Fluorescent chromosome banding in five taxa of *Pseudotsuga, Pinaceae* // Kromosomo. 1992. II. N 66. P. 2257—2268.

Hizume M., Kondo K., Miyake T. Meiosis in pollen mother cell of 15 *Cryptomeria japonica* clones with special emphasis on the behaviour of the 6th chromosome pair heteromorphic to chromomycin A_3-band // Jap. J. Genet. 1989. Vol. 64. P. 287—294.

Hizume M., Shiraishi H., Tanaka A. A cytological study of *Podocarpus macrophyllus* with special reference to sex chromosomes // Jap. J. Genet. 1988. Vol. 63. N 5. P. 413—423. (Hizume et al., 1988b).

Huang S.-f., Chen Z.-y., Chen S.-y. et al. Plant chromosome counts (3). — Subtrop. // Forest Sci. and Technol. 1986. Vol. 4. P. 50—56.

Huang S.-f., Hsu P. S. Karyotype analysis of Taxodium ascendens Brongn. // Guihaia. 1984. Vol. 4. N 4. P. 281—284.

Huang S.-f., Hsu P. S. Study on the karyotype of *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. // Acta Bot. Austro Sinica. 1986. Vol. 3. P. 63—67.

Huang S. F., Zhao Z. F., Chen Z. Y. et al. Chromosome counts on one hundred species and intraspecific taxa // Acta Bot. Austro Sinica. 1989. N 5. P. 161—176.

Hunziker J. H. Los cariotipos de *Ephedra ochreata, E. rupestris* y *E. viridis* // Darwiniana. 1995. Vol. 33. P. 369—370.

Inaba K., Nagano K., Toda Y. On the study for differential staining of chromosomes of *Taxodiaceae* (I) // Trans. 98th Meet. Jap. For. Soc. 1987. P. 267—268.

Irving R. S. A chromosome count for *Juniperus ashei* (*Cupressaceae*) and additional chromosome numbers for *Hedeoma* (*Labiatae*) // Sida. 1980. Vol. 8. P. 312—313.

Kim S. I. Taxonomic studies of the genus *Juniperus* // J. Korean Forestry Soc. 1988. Vol. 77. N 3. P. 338—350.

Kim S. I. Studies on the karyotype analysis in conifers // Korea Sci. and Engin. Found. Report 91-05-00-18. Taejon, 1996. P. 3—431.

Kondo T. Variation of karyotype in plus tree clones of Japanese cedar, *Cryptomeria japonica* // Acta Radiobot. Genet. 1988. Vol. 7. P. 1—48.

Kuo S. R., Wang T. T., Huang T. C. Karyotype analysis of some Formosan gymnosperms // Taiwania. 1972. Vol. 17. N 1. P. 66—80.

Li L.-ch. Preliminary report on the karyotype of *Glyptostrobus pensilis* (Staunt) Koch // Helongjiang Acad. Sci. Forest. Sci. Tecnol. 1984. Vol. 5. P. 5—6.

Li L.-ch. Karyotype study of *Metasequoia glyptostroboides* // J. Wuhan Bot. Res. 1986a. Vol. 4. P. 1—5.

Li L.-ch. Chromosome observations of some plants of China // Guihaia. 1986b. P. 99—105.

Li L.-ch. Cytological investigation of *Taiwania flousiana* Gaussen (*Taxodiaceae*) // Acta Phytotax. Sinica. 1986c. Vol. 24. P. 376—381.

Li L.-ch. The relationship of *Sequoia sempervirens* and *Metasequoia glyptostroboides* // Science. 1986d. Vol. 38. P. 148—150.

Li L.-ch. Cytological study on *Glyptostrobus pensilis* Koch (*Taxodiaceae*) // Guihaia. 1987a. Vol. 7. P. 101—106.

Li L.-ch. A new karyotypic type in higher plants based on *Cunninghamia lanceolata* // Там же. 1987b. P. 201—204.

Li L.-ch. Preliminary study on the karyotypes and their evolutionary level in endemic *Taxodiaceae* of China and adjacent regions // Acta Bot. Yunnanica. 1987c. Vol. 9. N 3. P. 325—331.

Li L.-ch. Study on the origin of *Sequoia sempervirens* and the significance of chromosome data in it // Nature J. 1987d. Vol. 10. N 10. P. 751—756.

Li L.-ch. Study on the karyotypes and cytogeography of representatives of the genus *Taxodium* Rich. (*Taxodiaceae*) // Acta Phytotax. Sinica. 1988a. Vol. 26. N 5. P. 371—377.

Li L.-ch. The systematic position of *Sciadopitys* Sieb. et Zucc. based on cytological data // Guihaia. 1988b. Vol. 8. P. 135—141.

Li L.-ch. The chromosomes of *Taxodium ascendens* Brongn. (*Taxodiaceae*) // Natur. J. 1988c. Vol. 11. N 1. P. 72—73.

Li L.-ch. Cytotaxonomical studies and evolutional systematics of *Taxodiaceae* Warming // Acta Bot. Yunnanica. 1989. Vol. 11. N 2. P. 113—130.

Li L.-ch. Two evolution trends of *Taxodiaceae* // Acta Phytotax. Sinica. 1990. Vol. 28. N 4. P. 1—9.

Li L.-ch. The karyotype analysis of *Athrotaxis* (*Taxodiaceae*) and its systematic position // Acta Phytotax. Sinica. 1992. Vol. 30. N 4. P. 331—341.

Li L.-ch. Cytotaxonomical studies on *Pseudolarix amabilis* // Acta Bot. Yunnanica. 1994. Vol. 16. N 3. P. 248—254.

Li L.-ch., Bing C., Liu G. et al. Karyotype analysis of three *Callitris species* (*Cupressaceae*) from Australia and its significance for phylogeny // Acta Bot. Yunnanica. 1994. Vol. 16. N 4. P. 349—353.

Li Z. L., Song Y. C., Liu L. D. Studies on chromosome C-band in *Cunninghamia lanceolata* // Sci. Silvae Sinica. 1990. Vol. 26. N 5. P. 452—456.

Liang H. P. Karyotype analysis in *Cupressus gigantea* // Acta Bot. Sinica. 1990. Vol. 32. N 8. P. 653—656.

Löve A. IOPB chromosome number reports. LX // Taxon. 1978a. Vol. 27. P. 223—231.

Löve A. IOPB chromosome number reports. LXI // Там же. 1978b. P. 375—392.

Májovský J., Murín A., Ferákova V. et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory slovenska. Bratislava, 1987. 436 p.

Mehra P. N. Indian conifers, gnetophytes and phylogeny of gymnosperms. Chandigarh, 1988.

Nagano K., Nakamura M., Toda Y. Studies on the chromosome of *Cupressaceae.* IV. NOR-staining // Proc. 42nd Meet. Japan Forest. Assoc. Kyushu Branch. 1987. N 40. P. 89—90.

Nagano K., Nakamura M., Toda Y. Study on the chromosome of *Cupressaceae.* (VII). Karyotype of two species and two genera in Australian *Cupressaceae* // Proc. 101st Meet. Japan Forest. Assoc. 1990. P. 493—494.

Nagano K., Nakamura M., Toda Y. Chromosomes studies on *Cupressaceae.* VIII. Karyotype of *Juniperus* // Proc. Fac. Agr. Kyushu Tokai Univ. 1991a. P. 75—87.

Nagano K., Nakamura M., Toda Y. Study on the chromosome of *Cupressaceae.* IX. Karyotype of *Microbiota decussata* // Proc. 46th Meet. Japan. Forest. Assoc., Kyushu Branch. 1991b. N 44. P. 53—54.

Nagano K., Toda Y. Studies on the chromosomes of *Cupressaceae.* I. Karyotype of *Thujopsis dolabrata* S. et Z. // Proc. 41st Meet. Japan Forest. Assoc., Kyushu Branch. 1986a. N 39. P. 73—74.

Nagano K., Toda Y. The chromosomes of *Cupressaceae.* II. Chromosomes of three species of *Chamaecyparis* // Proc. 97th Meet. Japan Forest. Assoc. 1986b. P. 429—431.

Nagano K., Toda Y. The chromosomes of *Cupressaceae.* V. Differential staining $AgNO_3$-incubate method // Proc. 98th Japan. Forest. Assoc. 1987. P. 265—266.

Nagano K., Toda Y. Study on the chromosome of *Cupressaceae.* VI. Karyotype of intergeneric hybrid, *Cupressocyparis leylandii* // Proc. 100th Meet. Japan Forest. Assoc. 1989. P. 535—536.

Nakamura M., Nagano K., Toda Y. Cytogenetical studies on variations of conifer. I. Variation of *Cryptomeria japonica* D. Don // Proc. Fac. Agric., Kyushu Tokai Univ. 1990. Vol. 9. P. 1—8.

Nakamura M., Nagano K., Toda Y. Cytogenetical studies on variations of conifer. II. Karyotype of bud mutant in *Cryptomeria japonica* D. Don // Proc. Fac. Agric., Kyushu Tokai Univ. 1991. Vol. 10. P. 67—74.

Nakata K., Oginuma G. Cytological studies on phanerogams in southern Peru. II. Chromosomes of *Tetraglochin strictum* (*Rosaceae*) and *Ephedra americana* (*Ephedraceae*) // Bull. Natl. Sci. Mus. Ser. B, Bot. 1989. Vol. 15. P. 63—66.

Natarajan G. Contribution a l'etude caryosystematique des especes de la garrique languedocienne. Thesis: Acad. de Montpellier, 1977.

Ohguno T., Okamuda M. Morphological and cytological studies on hybridization among *Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc., *C. pisifera* Sieb. et Zucc. and *C. lawsoniana* Parl. // Bul. Forest Tree Breed. Inst. 1987. N 5. P. 59—87.

Qi Q. Y. The chromosome calculation of some plants // Jiandxi For. Sci. and Technol. 1985. N 6. P. 1—2.

Quinn C. J. Evolutionary studies in the *Podocarpaceae.* Ph. D. Thesis: Univ. Auckland, 1965.

Santa-Bárbara C., Vioque J., Juan R. et al. Numeros cromosomicos para la flora Española // Lagascalia. 1994. Vol. 17. N 2. P. 367—379.

Singh M. N., Konar R. N., Bhathagar S. P. Haploid plantlet formation from gametophyte of *Ephedra foliata* Boiss. in vitro // Ann. Bot. 1981. Vol. 48. P. 215—220.

Sziklai O., El-Kassaby Y. A., Scagel R. K. Relationship of *Pseudotsuga menziesii* with other *Pseudotsuga* species inferred from karyotype reconstruction // FBVA-Ber. 1987. N 21. P. 127—142.

Tarnavshi I. T., Lungeanu I. IOPB chromosome number reports. XXVIII // Taxon. 1970. Vol. 19. P. 608—610.

Taylor R. L., Mulligan G. A. Flora of the Queen Charlo Islands. Part 2. Cytological aspects of the vascular plants. Ottawa, 1968. 148 p.

Toda Y. Intraspecific variation of the karyotype in *Cryptomeria japonica* D. Don // Plant chromosome research: Proc. of Sino-Japan symp. Beijing, 1989. P. 85—86.

Toda Y. Karyomorphology of Gymnosperms // Plant chromosome research. Proc. of Sino-Japan symp. Beijing., 1992. P. 233—239.

Toda Y. Karyological studies on polyploid in the *Taxodiaceae* trees // Towards enhanced and sustainable agricultural productivity in the 2000's: breeding research and biotechnology. Proc. of SABRAO 7th Intern. congress and WSAA symp. Taipei. 1994. Vol. 1. Special publ. Taichung District Agric. Improv. Station. N 35. P. 253—260.

Toda Y. Karyomorphology of Gymnosperms // Forest Genetics. 1996. Vol. 3. N 3. P. 141—146.

Toda Y., Fujimoto Y. Cytogenetical studies on *Taxodiaceae.* II // Trans. 94th Meet. Jap. Forest Soc. 1983. P. 241—242.

Toda Y., Fujimoto Y. Cytogenetical studies on *Taxodiaceae.* IV. Karyotypes of *Cryptomeria fortunei* and *C. japonica* // Kromosomo. 1985. N 39—40. P. 1227—1232.

Toda Y., Nagano K. Studies on the chromosomes of *Taxodiaceae* // For. Tree Breed. 1985. Vol. 137. P. 6—10.

Tong B. Q., Hao Z. Y. Studies on Giemsa C-banding technique for the chromosomes of gymnospermous plants // Sci. Silvae Sinica. 1986. Vol. 22. P. 116—122.

Tong B. Q., Hao Z. Y. Study on Giemsa C-banding staining technique on Gymnosperms // Coll. Res. Rep. Liaoning Econ. Forest. Inst. 1985. P. 48—54.

Xia X., Liao F. A study on chromosome banding method with HSAG in *Cunninghamia lanceolata* // Sci. Silvae Sinica. 1986. Vol. 22. P. 169—171.

Zhang C. C. The study on chromosome of *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. // J. Wuhan Bot. Res. 1985. Vol. 3. N 4. P. 463—464.

Zou Q. Chromosome numbers and morphology of *Podocarpus nagi* // Guihaia. 1982. Vol. 2. P. 195—196.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 7 V 1997

Presented are data on chromosome numbers of gymnosperms collected from world botanical and cytogenetical literature after publishing of E. N. Muratova and M. V. Kruklis handbook «Chromosome numbers of gymnosperms» (1988). This paper deals with materials on families *Pinaceae* (genera *Pseudolarix, Pseudotsuga, Tsuga*), *Sciadopityaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae, Ephedraceae* and *Gnetaceae.*

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 1) Page

СОДЕРЖАНИЕ

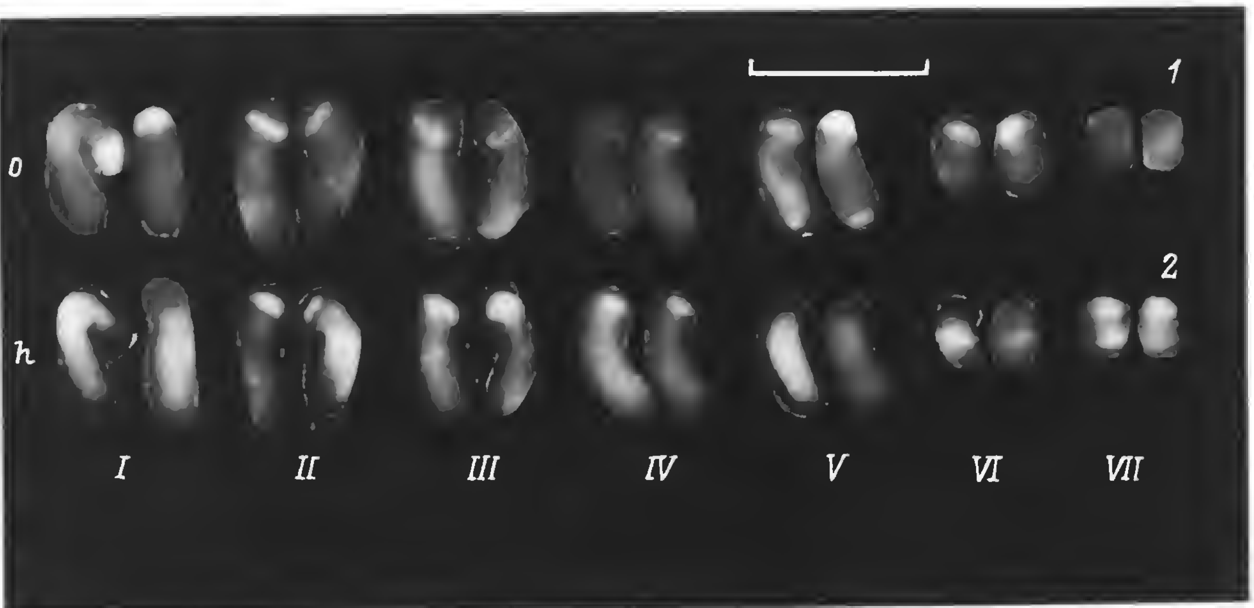


Таблица.

1 — метафазная пластинка хромосом *Eremurus altaicus*, окрашенных по Фельгену; *2* — кариограмма хромосом одной и той же метафазной пластинки *Eremurus altaicus*, последовательно окрашенной ГЦ-специфичным флуорохромом оливомицином (*o*) и АТ-специфичным Hoechst 33258 (*h*). Масштабная линейка: *1*, *2* — 10 мкм.

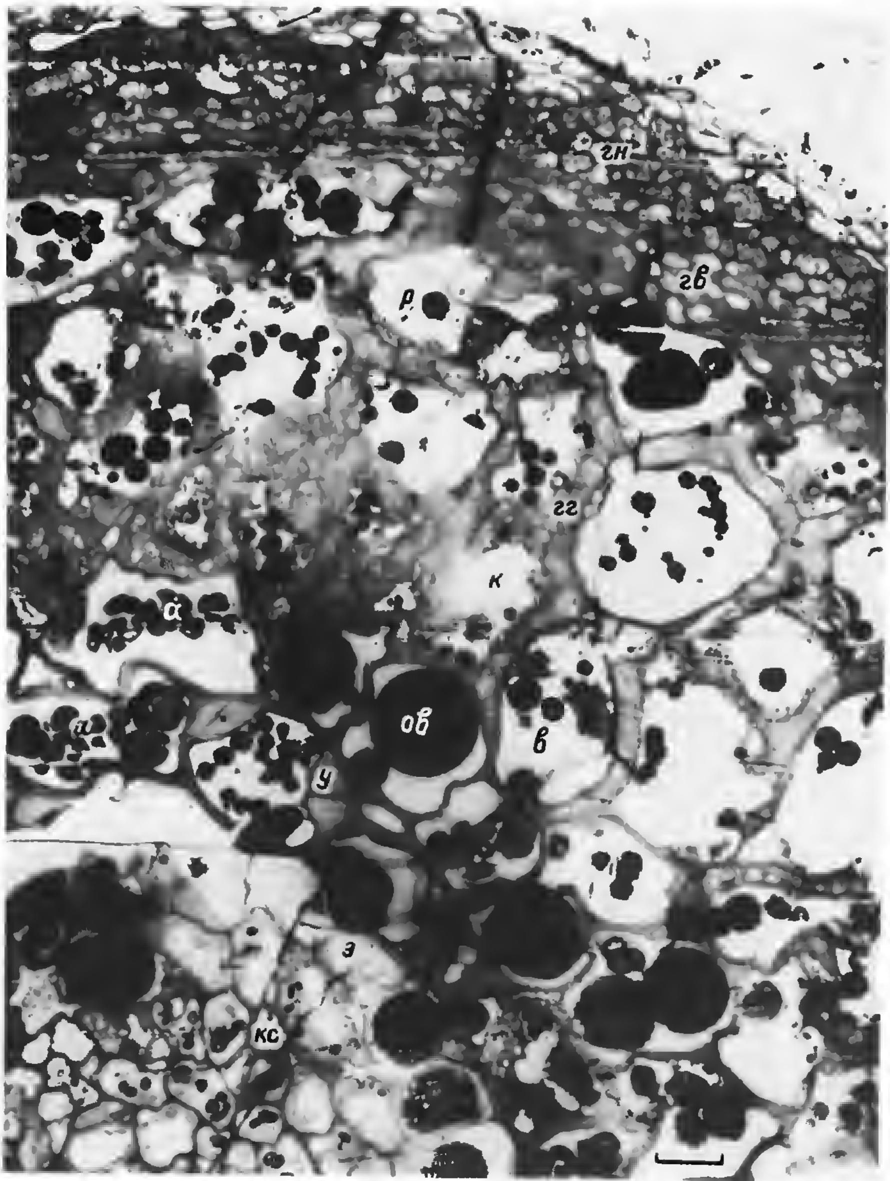


Таблица I. Поперечный срез микоризного корня *Dryas punctata* (Чукотка).

Видна грибная мантия на поверхности и сеть Гартига, а также Ф-утолщения в коровой паренхиме и суберинизированная эндодерма. *а* — амилопласт, *в* — вакуоль, *гв* — гифы внутренней зоны мантии, *гг* — гифы сети Гартига, *гн* — гифы наружной зоны мантии, *к* — коровая паренхима, *кс* — ксилема, *ов* — осмиофильные включения, *р* — ризодерма, *у* — Ф-утолщения, *э* — эндодерма. Масштабная линейка — 5 мкм.

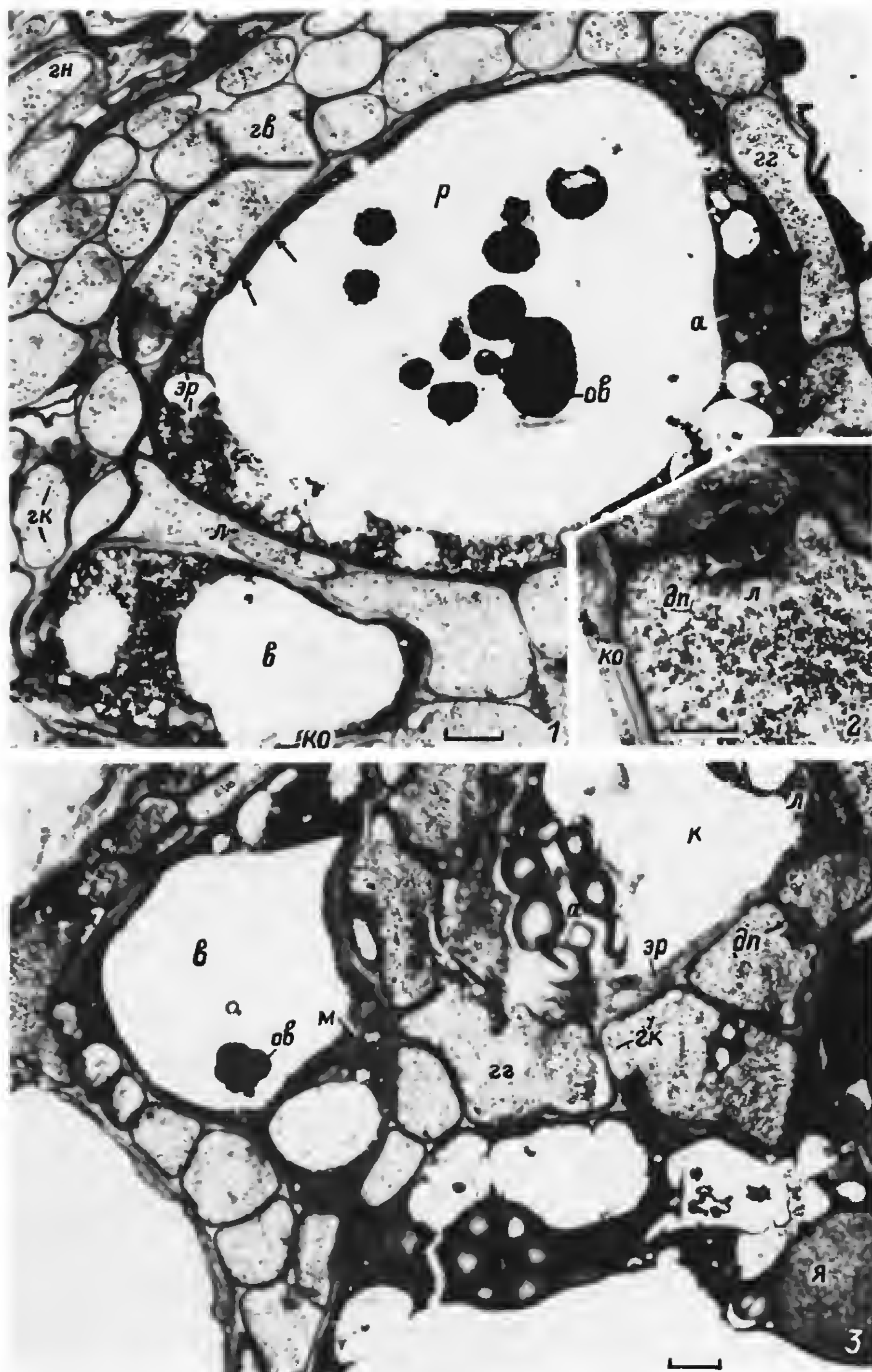
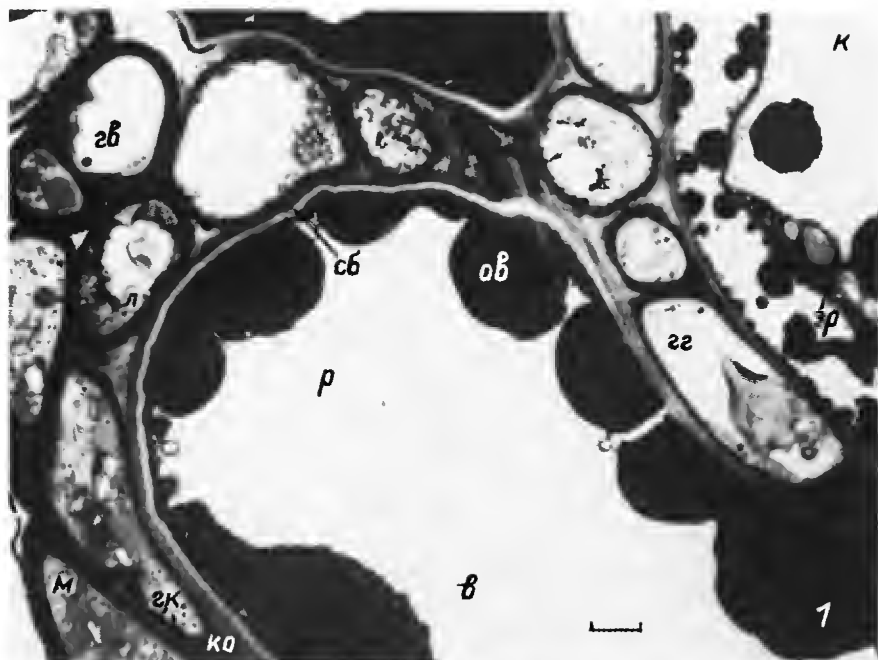


Таблица II. Поперечный срез микоризного корня *Dryas octopetala* (Хибины).

1 — фрагмент грибной мантии и сети Гартига около ризодермы; *2* — остатки долипоры в гифе гриба из сети Гартига, *3* — клетки коровой паренхимы и сеть Гартига между ними. *гк* — гликоген, *дп* — долипора, *ко* — клеточная оболочка, *л* — липид, *м* — митохондрия, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1*, *3* — 2 мкм, *2* — 1 мкм.



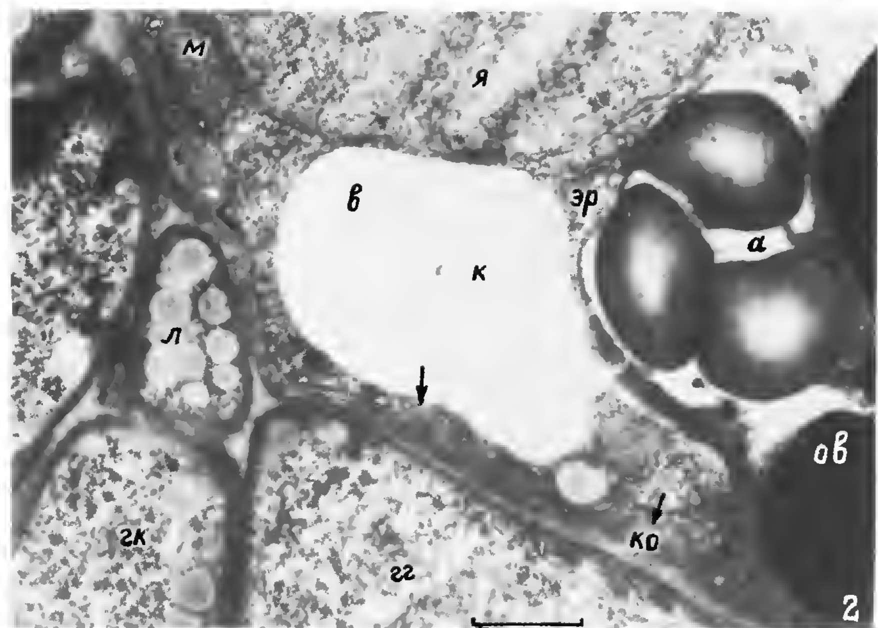


Таблица III. Фрагменты поперечного среза корня *Dryas octopetala*.

1 — грибная мантия и сеть Гартига около ризодермы (Альпы); *2* — фрагмент клетки коровой паренхимы с сетью Гартига (Хибины). Стрелками отмечены выросты клеточной оболочки коровой паренхимы. *сб* — суберин. Остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабная линейка: *1, 2* — 1 мкм.

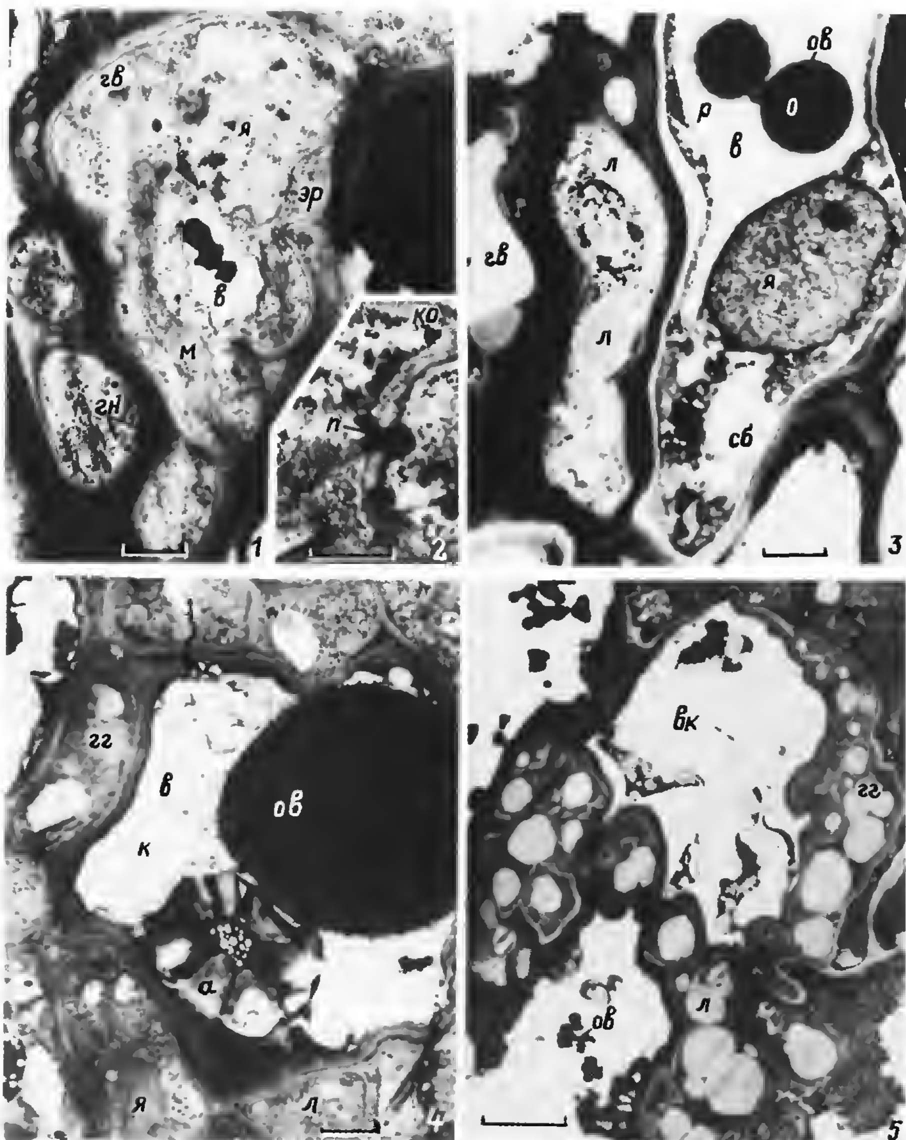


Таблица IV. Фрагменты микоризы с аскомицетными грибами.

1 — гифы грибной мантии *Dryas octopetala* (Альпы); *2* — гифа гриба с простой порой и пробкой в ней из сети Гартига из того же корня, что и *1*; *3* — гифы грибной мантии около ризодермы из корня *Dryas octopetala* (Хибины); *4* — гифы сети Гартига около коровой паренхимы в корне *Dryas punctata* (Чукотка); *5* — гифы сети Гартига около коровой паренхимы в корне *Dryas octopetala* (Хибины). *п* — простая пора. Остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабная линейка: *1*, *3* — 1 мкм; *2* — 0.5 мкм; *4* — 2 мкм; *5* — 5 мкм.

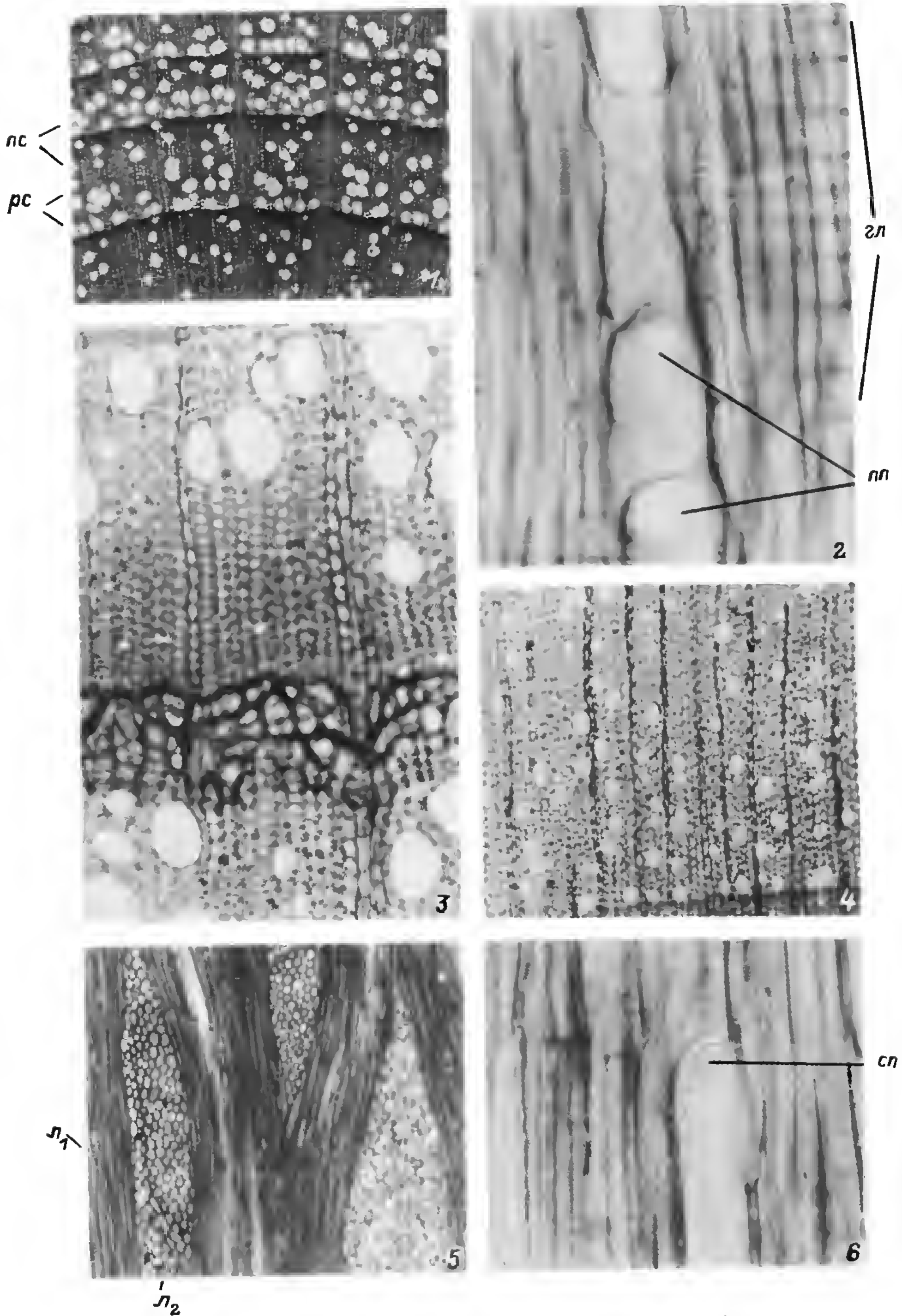


Таблица I. Древесина представителей *Spiraeoideae* с севера Сибири.

1 — Sorbaria sorbifolia: слои прироста выражены отчетливо благодаря наличию 1—4 рядов радиально сплюснутых толстостенных волокнистых трахеид поздней зоны и разной густоте сосудов в поздней (*пс*) и ранней (*рс*) зонах; поперечный срез, ×40. *2 — Sorbaria pallasii*: перфорации простые (*пп*), лучи гомогенные (*гл*); радиальный срез, ×400. *3 — Spiraea dahurica*: древесина кольцесосудистая; поперечный срез, ×250. *4 — Spiraea betulifolia*: просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу; поперечный срез, ×100. *5 — Spiraea media*: лучи двух размеров: низкие 1(2)-радные ($л_1$) и высокие 4—12-рядные ($л_2$); тангенциальный срез, ×100. *6 — Spiraea salicifolia*: сетчатая перфорация (*сп*), радиальный срез, ×400.

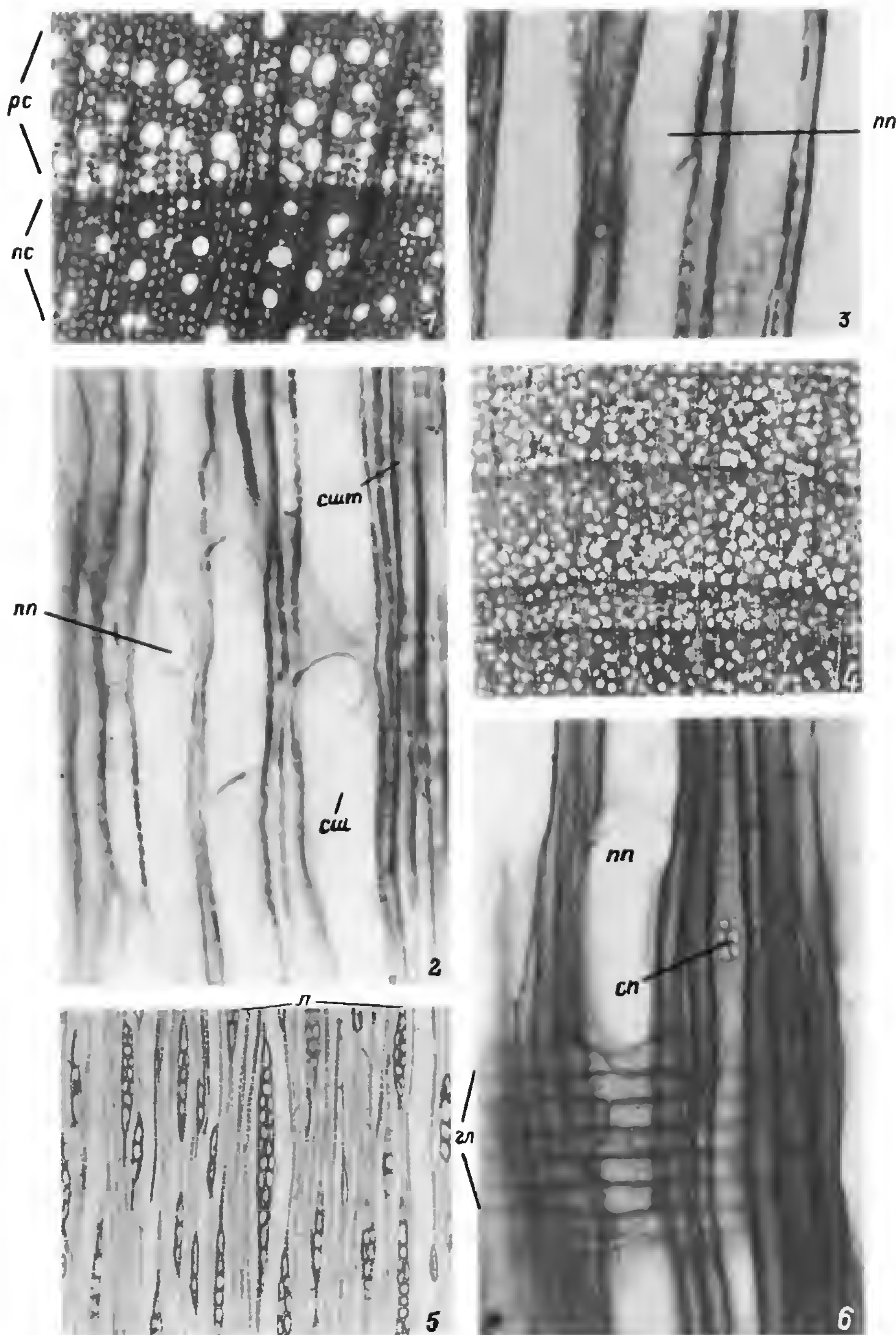


Таблица II. Древесина представителей *Maloideae* с севера Сибири.

1, 2 — Cotoneaster melanocarpus: *1* — просветы сосудов равномерно распределены по годичному кольцу; их размеры плавно уменьшаются от ранней (*рс*) к поздней (*пс*) зоне; поперечный срез, ×100. *2* — простая перфорация (*пп*), спиральная штриховатость стенок сосудов (*сш*) и трахеид (*сшт*); радиальный срез, ×250. *3 — Malus pallasiana*: слабо выраженная спиральная штриховатость на стенках сосудов, простая перфорация (*пп*); радиальный срез, ×400. *4, 5 — Sorbocotoneaster pozdnjakovii*: *4* — размеры сосудов при переходе от ранней зоны в позднюю слабо уменьшаются; большинство сосудов одиночные; поперечный срез, ×40; *5* — лучи (*л*) 1—2(3)-рядные; тангенциальный срез, ×100. *6 — Sorbus sibirica*: гомогенные лучи (*гл*), сетчатая (*сп*) и простая (*пп*) перфорации; радиальный срез, ×250.